ГРАНДиозный мир

101 КЛЮЧЕВАЯ ИДЕЯ

ЭКОЛОГИЯ

SHOUT
SHARE
IT

Annotation

Цель этой книги — доступным и увлекательным образом познакомить читателя с экологией. Здесь объясняется 101 ключевой термин, часто встречающийся в литературе по данной отрасли знаний. Для удобства статьи идут в алфавитном порядке. Причем от читателя почти не требуется никаких специальных знаний или подготовки. Книга будет полезна для всех: и для широкого круга читателей, и для тех, кто готовится к поступлению в высшие учебные заведения, и для тех, кто уже в них учится.

- Митчелл Пол
  - Введение
  - БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ
  - БИОКОНТРОЛЬ НАД ВРЕДИТЕЛЯМИ
  - БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
  - БИОМЫ
  - БОЛЕЗНИ
  - ВНЕДРЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ
  - ВНУТРИВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ
  - ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ
  - ВЫТЕСНЕНИЕ ПРИЗНАКА
  - ГЕЯ
  - ГИЛЬДИИ
  - ГЛОБАЛЬНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ
  - ГЛУБОКОВОДНЫЕ ЗОНЫ
  - ГРАДИЕНТ ШИРОТНОГО РАЗНООБРАЗИЯ
  - ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ
  - ЗАВИСИМОСТЬ КОЛИЧЕСТВА ВИДОВ ОТ РАЗМЕРА ТЕРРИТОРИИ
  - ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
  - КЛЮЧЕВЫЕ ВИДЫ
  - КОНТРОЛЬ НАД МЕСТООБИТАНИЯМИ
  - КОСВЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ
  - Коэволюция
  - ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ
  - ЛЕСА УМЕРЕННЫХ ШИРОТ
  - ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ
  - ЛУГА
  - МАКРОЭКОЛОГИЯ
  - МАСШТАБ В ЭКОЛОГИИ

- МЕЖВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ
- МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООНОШЕНИЯ
- МЕСТООБИТАНИЕ
- МЕСТООБИТАНИЯ: ИХ ВОССОЗДАНИЕ
- МЕСТООБИТАНИЯ: ФРАГМЕНТАЦИЯ
- МЕТАПОПУЛЯЦИЯ
- МИКРОБНАЯ ПЕТЛЯ
- МИНИМАЛЬНЫЙ РАЗМЕР ПОПУЛЯЦИИ
- МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ
- МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭКОЛОГИЯ
- МУТУАЛИЗМ
- НАРУШЕНИЯ
- НИША
- ОБОБЩЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ
- ОЗЕРА
- ОКЕАНЫ
- ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА
- ОРГАНИЗМЫ
- ОСТРОВНАЯБИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ
- ПАРАЗИТИЗМ
- ПАРАЗИТОИДЫ
- ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ
- ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
- ПОЖАРЫ
- ПОПУЛЯЦИЯ
- ПРИРОДООХРАННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
- ПУСТЫНИ
- РАВНОВЕСИЕ
- РАВНОВЕСИЕ В ПРИРОДЕ
- РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ
- РАЗЛОЖЕНИЕ
- РАССЕЛЕНИЕ
- РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ
- РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ
- РЕДКИЕ ВИДЫ
- РЕКИ
- РОСТ ПОПУЛЯЦИИ
- САВАННЫ
- СВЕРХУ ВНИЗ — СНИЗУ ВВЕРХ
- СЕМАНТИКА
- СИМБИОЗ
- СЛОЖНОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ СООБЩЕСТВА
- СООБЩЕСТВО
- СООБЩЕСТВО: СТРУКТУРА

- СООБЩЕСТВО: ФОРМИРОВАНИЕ
- СООБЩЕСТВО: ЧЕРЕДОВАНИЕ СТАБИЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ
- СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ
- СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ ПРИ ПОСРЕДСТВЕ ХИЩНИКА
- СРЕДИЗЕМНОМОРСКИЕКУСТАРНИКИ
- СТРАТЕГИИЖИЗНЕННОГОЦИКЛА
- СУКЦЕССИЯ
- СУКЦЕССИЯ ВТОРИЧНАЯ
- СУКЦЕССИЯ ПЕРВИЧНАЯ
- ТРОПИЧЕСКИЕ ДОЖДЕВЫЕ ЛЕСА
- ТРОФИЧЕСКАЯ СЕТЬ
- ТРОФИЧЕСКИЙ КАСКАД
- ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ
- ТУНДРА
- ФАКТОРЫ, ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ПЛОТНОСТИ
- ФРАГМЕНТАЦИЯ
- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ГРУППЫ
- ХАОС
- ХВОЙНЫЕ ЛЕСА (ТАЙГА)
- ХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
- ХИЩНИЧЕСТВО
- ЭКОЛОГИЧЕСКАЯИЗБЫТОЧНОСТЬ
- ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА
- ЭКОЛОГИЯ
- ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ
- ЭКОСИСТЕМА
- ЭКОСИСТЕМНЫЕ ИНЖЕНЕРЫ
- ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ
- ЭКОФИЗИОЛОГИЯ
- ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

- notes
  - 1
  - 2
  - 3
  - 4
  - 5
  - 6
  - 7

Митчелл Пол
101 ключевая идея: Экология

Введение

Вы держите в руках книгу из серии «Грандиозный мир. 101 ключевая идея». Надеемся, что как данная книга, так и серия в целом окажется для вас интересной и полезной. Цель этой серии — доступным и увлекательным образом познакомить читателя с самыми разными областями знания.

В каждой книге содержится объяснение 101 ключевой идеи и понятия, относящихся к той или иной области знания. Для удобства пользования статьи расположены в алфавитном порядке. Все книги серии написаны таким образом, что от читателя почти не требуется никаких специальных знаний и подготовки. Они будут полезны и для студентов, и для тех, кто только еще готовится к поступлению в высшее учебное заведение, и просто для любознательных.

На наш взгляд, большинство учебников слишком объемны, чтобы служить справочными пособиями, а статьи в словарях слишком кратки, чтобы сформировать у читателя более или менее полное представление о предмете. Книги этой серии совмещают в себе лучшие стороны и учебника, и словаря. Их вовсе не обязательно читать от корки до корки и в строго определенном порядке. Обращайтесь к ним, когда нужно узнать значение того или иного понятия, и вы найдете краткое, но содержательное его описание, которое, без сомнения, поможет вам выполнить задание или написать доклад. Материал в книгах излагается четко, с тщательным подбором необходимых научных терминов.

Итак, если вам потребуется быстро и без больших затрат получить сведения по какой — либо теме — воспользуйтесь книгами данной серии!

Желаем удачи!

Пол Оливер, издатель серии

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ

Биогеохимия уделяет основное внимание распределению и распространению на планете таких важных для организма химических веществ, как углерод, азот, фосфор и сера, а также некоторых металлов.

В отличие от энергии, которая приходит на Землю с лучами Солнца и в конечном итоге уходит обратно в космос, химические элементы образуют замкнутую систему (цикл), в которой атомы используются многократно. Поскольку многие химические вещества растворяются в воде, их цикл напрямую связан с круговоротом воды в природе. Этот круговорот, в свою очередь, зависит от энергии солнца. Реки несут воду в океан, где каждая молекула в среднем пребывает 3500 лет, прежде чем тепло заставит ее испариться (вместе с 16 миллионами тонн молекул воды, которые испаряются ежесекундно). Следующие несколько дней она проводит в атмосфере, чтобы вновь возвратиться на землю в виде дождя или снега.

Все биоэлементы проходят в той или иной степени через различные «резервуары», или «хранилища». Такими «резервуарами» могут быть атмосфера, пресные и соленые воды, почва и горные породы и, конечно же, живые организмы. Например, азот является основной составляющей частью атмосферы (до 79 %); некоторые азотфиксирующие бактерии потребляют его прямо из воздуха и производят нитраты, вещества, которые уже могут усваивать растения. В отличие от азота доля фосфора в атмосфере ничтожно мала. Он, как правило, медленно, но постоянно скапливается в морях, где и пребывает в течение миллионов лет, проходя через циклы бесчисленных организмов. В конечном итоге он входит в состав океанических отложений и остается в них сотни миллионов лет, до тех пор пока они не поднимутся со дна моря и фосфор вновь не вернется в биосферу.

Циклы каждого элемента имеют свои особенности, и они, как в случае углерода и азота, могут быть весьма сложными. Это делает их изучение нелегким, но иметь представление о них очень важно, поскольку они оказывают влияние на человеческую деятельность.

См. также статьи «Гея», «Микробная петля», «Разложение».

БИОКОНТРОЛЬ НАД ВРЕДИТЕЛЯМИ

Всем известно, какое воздействие оказали химические пестициды на окружающую среду. Современные пестициды довольно быстро разлагаются на безвредные компоненты, тем не менее они предназначены лишь для одной цели — убивать, и многие люди обеспокоены тем, какое воздействие они оказывают на здоровье людей и состояние окружающей среды.

Биоконтроль часто рассматривается как эффективная безопасная для окружающей среды и относительно дешевая альтернатива химическим пестицидам. Кроме того, он уже более 100 лет является важным оружием в борьбе с вредителями. За это время около 40 % средств, осуществляющих биоконтроль, доказали свою эффективность.

Насекомые часто становятся вредителями из-за отсутствия природных врагов. Большинство культурных растений произрастает в тех регионах, для которых они не являются исконными. Поэтому на них нападают не свойственные этой среде обитания насекомые, для которых открывается настоящий рай: огромное количество отличной пищи и полное отсутствие природных врагов. Неудивительно, что они становятся вредителями.

В грубом виде биоконтроль можно представить себе следующим образом. Вы приезжаете в место естественного обитания вредителей, находите там их природного врага и завозите его в места распространения культурных растений или животных. Этот метод весьма эффективен, но может привести к совершенно непредвиденным последствиям. Некоторые виды биологического контроля сами становились вредителями, как, например, камышовая жаба, завезенная в Австралию; другие же явились причиной вымирания посторонних видов. Прежде чем завозить виды, не свойственные данной среде обитания, нужно тщательно рассчитать все возможные последствия и оценить риск для видов, не являющихся вредителями.

Сегодня никто, конечно, уже не будет завозить хищных позвоночных животных в не свойственную им среду обитания в качестве средства биоконтроля. Однако продолжаются дискуссии по поводу использования средств биологического контроля над насекомыми и связанного с этим риска.

См. также статьи «Внедрение новых видов», «Паразитоиды», «Регулирование численности популяции», «Хищничество».

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Что такое биологическое разнообразие? Почему оно важно? И почему мы должны поддерживать его? В наиболее общем смысле под биологическим разнообразием подразумевают «разнообразие жизни». Это понятие охватывает генетическое разнообразие различных видов и более высоких таксономических единиц (семейств, классов, типов и т. д.), а также разнообразие сред обитания и экосистем. Поскольку «биологическое разнообразие» — слишком широкое понятие, не существует его строгого определения; все зависит от того, в какой конкретной области его применяют. На практике под биологическим разнообразием подразумевают, прежде всего, разнообразие видов.

Биологическое разнообразие значит гораздо больше, чем просто наличие разных форм жизни. Оно не только определило направления прикладных исследований, но и приобрело статус особой оценки: хорошо, когда имеется биологическое разнообразие, и необходимо его всячески поддерживать, поскольку отсутствие разнообразия — это плохо. В природоохранных мероприятиях приоритет теперь отдается нестолько сохранению отдельных (типичных) видов, сколько сохранению всего разнообразия экосистемы. В пользу этого было выдвинуто много аргументов, начиная с утверждения, что разнообразие жизни ценно само по себе и мы несем моральную и этическую ответственность за его сохранение, и, заканчивая обычным антропоцентрическим прагматизмом — человек в полной мере использует биологическое разнообразие экосистем (см. статью «Экосистема») для своих экономических нужд, как — то: разработка лекарств от рака или развитие экотуризма.

Как сохранить биологическое разнообразие? Один из подходов состоит в том, чтобы направить усилия прежде всего на поддержание и сохранение лучших из многочисленных имеющихся экосистем. Другой предлагает заботиться прежде всего о «горячих точках», то есть о районах наибольшего сосредоточения представителей редких видов, которым грозит вымирание. Проводя комплекс охранных мероприятий в «горячих точках», можно сохранить больше редких видов, чем в других регионах.

См. также статьи «Градиент широтного разнообразия», «Природоохранная деятельность», «Экологическая избыточность», «Экосистема».

БИОМЫ

Понятие «биом» было введено с целью классифицировать основные типы земной растительности согласно влиянию на них климата планеты.

Два основных климатических фактора, оказывающих влияние на растительность, — это температура и осадки (дождь, снег и т. п.). Температура постепенно снижается от экватора к полюсу, но при определении климатических зон следует еще учитывать удаленность от океана, направление океанических течений (например, Гольфстрим несет теплые воды на северо-восток Атлантики) и наличие высоких горных систем.

Сочетание высокой температуры с высоким уровнем осадков в экваториальных зонах благоприятствует произрастанию тропических лесов. На противоположном конце спектра находится тундра с ее низкими температурами и малым количеством осадков. Теплые и сухие регионы — это пустыни. Если же к теплу добавим побольше осадков — получим саванну, и т. д.

В таких территориальных единицах глобального уровня выделяют скорее не отдельные виды растительности, а доминирующие формы жизни (это отличает понятие «биом» от понятия «сообщество»). В качестве примера можно привести суккуленты с колючками, широко распространенные в пустынях. В Новом Свете это будут кактусы, а в Старом Свете — совершенно другие семейства растений.

Внутри биомов распространение конкретных сообществ во многом зависит от топографических и геологических особенностей, от влажности почвы и т. д.; и в самом деле, в некоторых случаях сообщества могут нарушать границы климатических зон. Существует также фактор высоты: даже в тропиках высокие горы лишены деревьев и их вершины покрыты снегом.

Что можно сказать о водных сообществах? Климат оказывает на них меньшее влияние, особенно в океанах, где наблюдаются меньшие, чем на суше, колебания температуры. Доминирующие формы жизни зависят скорее от местных условий (то есть от глубины и течений), чем от географической широты.

См. также статьи «Жизненные формы», «Леса умеренных широт», «Луга», «Пустыни», «Саванны», «Средиземноморские кустарники», «Тропические дождевые леса», «Тундра», «Хвойные леса (тайга)».

БОЛЕЗНИ

В 1990-х годах распространилась своеобразная «мода» на героин, в XIX столетии была «мода» на туберкулез. Героини романтических романов умирали от чахотки, а «чахоточный вид» был очень популярным. В наши дни туберкулезом инфицированы два миллиарда человек, это самая распространенная тяжелая инфекция среди людей. В последние годы заболеваемость туберкулезом возросла даже в развитых странах, во многом из-за возникновения устойчивости к антибиотикам, а также из-за продолжающегося обеднения населения в городах и его большой плотности.

Конечно, туберкулез — это не единственное заболевание, оказывающее такое огромное влияние на снижение численности населения Земли; около 50 миллионов человек умерли во время пандемии гриппа в 1918–1919 годах, а это больше, чем было убито во время Первой мировой войны. Имели место эпидемии бубонной чумы, малярии, свинки.

Хотя почти все болезни известны с давних пор, многие из них получили широкое распространение после того, как основная масса населения Земли сосредоточилась в больших городах. Для того чтобы возникла эпидемия, например, кори, требуется население численностью около 300 000 человек. Иметь представление о таком «пороге передачи» крайне важно при разработке программ вакцинации — достаточно сделать прививки определенному количеству людей, чтобы не допустить распространения болезни среди подверженных ей людей выше этого «порога».

Болезни оказывают огромное влияние на природные сообщества, особенно когда бактерии или вирусы переносятся с одного вида на другой и их новые жертвы оказываются неподготовленными, не имеют иммунитета. Такой перенос часто случается, когда люди и домашние животные осваивают новые территории. Например, вирус чумы рогатого скота, занесенный в Серенгети[1] при посредстве домашнего скота, погубил более 80 % поголовья копытных животных (буйволов, антилоп гну и др.), а это в свою очередь привело к сокращению численности охотящихся на них хищников. Благодаря последующей вакцинации скота количество и копытных, и хищников увеличилось.

Болезни могут поставить некоторые виды на грань вымирания. К примеру, собачья чума, занесенная бродячими собаками, почти целиком погубила несколько оставшихся

популяций черноногих хорьков в Северной Америке.

См. также статьи «Паразитизм», «Саванны».

ВНЕДРЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

С тех пор как первые европейцы ступили на территорию будущих Соединенных Штатов Америки, они привезли с собой более 50 000 видов растений и животных. Экономические потери, борьба с распространяемыми завезенными видами болезней и средства контроля над ними обходятся США в 138 миллиардов долларов ежегодно. Возьмем для примера черную крысу. Каждая крыса съедает пищи приблизительно на 15 долларов в год. Если учесть, что в США всего около 1,25 миллиарда крыс, то получается, что только из-за них страна теряет 19 миллиардов долларов ежегодно.

Завезенные виды причиняют не только экономический ущерб. Они могут вызывать серьезные нарушения экологической обстановки, становясь разносчиками болезней, поедая не приспособленные к борьбе с ними местные виды и изменяя среду обитания. Они являются одной из самых больших угроз биологическому разнообразию, поскольку ведут к гомогенизации общемировой биоты.

Океанические острова вследствие своей географической изоляции являются местом обитания разнообразных эндемических (не встречающихся больше нигде) видов и особенно страдают от внедрения завезенных видов. На острове Гуам,[2] например, выжила только треть из 13 видов лесных птиц, исчезла половина видов рептилий, а единственное уцелевшее местное млекопитающее, фруктовая летучая мышь, ни разу не размножалось на протяжении последнего десятилетия. Основным виновником такого печального положения можно называть бурую древесную змею (brown treesnake), которая проникла туда после Второй мировой войны на наземных и воздушных военный транспортных средствах. Как же один-единственный вид мог вызвать такое опустошение?

Во-первых, как и на других островах, позвоночные Гуама эволюционировали при полном отсутствии хищников и у них выработалась «островная доверчивость»: они не спасаются бегством и становятся легкой добычей завезенных хищников.

Во-вторых, древесная змея не единственный завезенный вид; теперь на острове обитают много грызунов, причудливые сцинки и гекконы (из семейства ящериц). Такое изобилие завезенных видов помогло змее с ее стандартными пищевыми пристрастиями достичь высокой плотности популяции; ее давление на местную фауну оказалось невыносимым для некоторых видов, и они исчезли. Истребив множество представителей местной фауны,

змея теперь вынуждена питаться представителями завезенных видов.

См. также статьи «Биоконтроль над вредителями», «Косвенные воздействия».

ВНУТРИВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ

Особи, принадлежащие к одному виду, имеют одинаковые потребности. Если для удовлетворения потребностей всей популяции чего — то не хватает, то между ее представителями возникает конкуренция. Это может быть борьба за пишу, пространство, свет — за все, что так или иначе «потребляется».

Последствия конкуренции между представителями одного вида (внутривидовой конкуренции) зависят от плотности популяции: чем она выше, тем сильнее воздействие конкуренции на каждую особь. Внутривидовая конкуренция рассматривается как один из основных процессов, тормозящих рост популяции. Некоторые популяции могут никогда не достичь достаточно высокой плотности или истощить ресурсы в такой степени, что последствия внутривидовой конкуренции окажутся весьма значимыми.

Конкуренция может выражаться в прямой агрессии (активная конкуренция), которая бывает физической, психологической или химической. Например, самцы, соревнующиеся за право обладать самкой, могут бороться между собой, демонстрировать свой внешний вид, чтобы затмить соперника, либо с помощью запаха держать соперников на расстоянии. Борьба за самок, пространство и свет часто приводит к активной конкуренции.

Конкуренция не всегда бывает выражена настолько ярко. Если, например, часть пищевых ресурсов поедается одним из представителей вида, значит, ею не могут воспользоваться другие особи. В таком случае конкуренция будет непрямой, так как воздействие на популяцию выражается в истощении ресурсов. Это называется эксплуатационной конкуренцией. В большинстве случаев, по всей видимости, сочетаются элементы как эксплуатационной, так и активной конкуренции.

Часто конкуренция асимметрична, то есть некоторые особи страдают от нее сильнее других. Конкуренция в конечном итоге приводит к тому, что отдельные особи оказываются менее приспособленными к выживанию, их вклад в продолжение рода оказывается меньшим, и в последующих поколениях их генотип уменьшается. Они либо погибают, либо им не удается дать потомство или вырасти до необходимых размеров.

См. также статьи «Лимитирующие факторы», «Регулирование численности популяции», «Факторы, зависящие от плотности».

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

В последние годы распространилась практика восстановления поврежденных и деградировавших экосистем. Она включает четыре основные возможности:

• восстановить в точности то, что было раньше (восстановление);

• воссоздать систему, в чем-то похожую на ту, что была раньше (реабилитация);

• превратить местность в другую экосистему (замещение);

• оставить землю в покое и позволить экологической сукцессии (см. соответствующую статью) делать свое дело (невмешательство).

Из всех перечисленных технологий, невмешательство является, пожалуй, самым лучшим решением с экономической (и экологической) точки зрения. Возьмем для примера нарушение водной среды, вызванное разливом нефти. Чаще всего самым лучшим действием будет бездействие. Миллионы (и даже миллиарды) долларов, выделенные на восстановление прибрежных морских зон, оказываются потраченными зря, причем существует риск нанести еще более серьезный экологический ущерб. Откуда мы знаем, что восстановление было успешным? Мы не можем принимать за точку отсчета «естественное» состояние экосистем, существующее на данный момент времени, поскольку нетронутых систем осталось очень мало, если они вообще остались. На одни экосистемы человек влияет уже несколько тысяч лет, на другие — в течение столетий или десятилетий; в наше время почти все экосистемы в той или иной степени испытали такое воздействие. Возникает вопрос: насколько далеко мы должны зайти в прошлое, чтобы выбрать «изначальное» состояние экосистемы? В Северной Америке часто за исходное принимается состояние экосистем на момент появления европейских переселенцев (даже если ранее на эти экосистемы воздействовали индейские племена). В Европе нет похожей удобной точки отсчета; чаще всего стараются воссоздать условия, имевшиеся до Второй мировой войны или до начала интенсивного развития сельского хозяйства.

Отдельные части экосистем, которые мы восстанавливаем, чаще всего невелики и изолированы; отсюда следует, что они редко могут самоподдерживаться и потому нуждаются в постоянном контроле. Восстановление — это ценное средство охраны природы, но только на первых порах.

См. также статьи «Историческая экология», «Контроль над

местообитаниями», «Местообитания: их воссоздание», «Природоохранная деятельность», «Сукцессия».

ВЫТЕСНЕНИЕ ПРИЗНАКА

Когда два вида борются за обладание ограниченным количеством какого-либо ресурса, то начинает действовать естественный отбор, который приводит либо к уменьшению конкуренции, либо к ее устранению. В одном случае у одного из конкурирующих видов могут развиться приспособления, увеличивающие его возможности борьбы за ресурсы, и он полностью вытеснит соперников; в другом — эволюция будет идти в сторону сведения к минимуму общих потребностей (и, следовательно, конкуренции). Такой процесс называется экологическим вытеснением признака.

Прямые экспериментальные подтверждения вытеснения признака получить нелегко, поэтому большая часть доказательств получена косвенным путем, на основе наблюдений за природными процессами. К сожалению, к схожему результату могут привести несколько разнык процессов и установить различия порой затруднительно. Это одна из давних проблем в экобиологии.

Согласно предположениям, вытеснение признака может привести к тому, что два близкородственных (и конкурирующих между собой) вида будут морфологически отличаться сильнее в одном и том же районе обитания, чем если бы они обитали в разных местах. Такие явления существуют, но нелегко доказать, что это действительно пример вытеснения признака как эволюционного процесса. Для получения четкого доказательства необходимо соблюдение нескольких условий. Среди прочего нужно, чтобы признак был наследуемым, чтобы виды действительно конкурировали друг с другом и чтобы наблюдаемый признак на самом деле имел отношение к потреблению общих ресурсов. Оказывается, что этим условиям удовлетворяют весьма немногие исследования, если таковые вообще имеются.

Среди близкородственных видов наблюдается еще одно явление, а именно: некоторая разница в размерах, особенно органов, связанных с потреблением пищи (например, зубов). Есть причины полагать, что такое явление возникло в результате межвидовой конкуренции, хотя это и остается предметом споров.

См. также статьи «Гильдии», «Коэволюция», «Межвидовая конкуренция», «Семантика», «Сосуществование видов».

ГЕЯ

Понятие «Гея» довольно трудно объяснить в нескольких словах. Впервые оно было предложено Джеймсом Лавлоком около 30 лет назад. Это была полумистическая идея о том, что Земля представляет собой единый сверхорганизм, который активно и почти сознательно регулирует условия среды, необходимой для поддержания жизни. Затем было высказано предположение о том, что живые организмы оказывают большое регулирующее воздействие на окружающую среду независимо от того, приводит ли оно к оптимальным условиям для жизни или нет. Наконец, многие исследователи пришли к мысли, что жизнь оказывает серьезное воздействие на физические и химические процессы, но не имеет регулирующей роли.

Ученые по-разному относятся к этой концепции; некоторые совершенно игнорируют ее, другие относятся с осторожностью, заявляя, что идею Геи разумнее выразить в терминах современной экологии. И лишь немногие ученые полагают, что Земля как единый сверхорганизм сама поддерживает оптимальные условия для жизни. С нашей, человеческой, точки зрения, современные условия, конечно, оптимальны: не слишком жарко и не слишком холодно, имеется нужное количество кислорода в атмосфере. Однако жизнь в течение долгого времени эволюционировала в среде с почти полным отсутствием кислорода, и для организмов тех эпох современная атмосфера была бы далека от идеальной, если вообще не губительной.

Камнем преткновения являются разногласия с общепринятым эволюционным представлением о том, что естественный отбор осуществляется на уровне генов. В попытке предложить некую иную модель была придумана концепция «мира ромашек». В этой простой модели глобальная температура может регулироваться посредством взаимодействий и обратных связей между черными, белыми и серыми ромашками (белые ромашки отражают тепло, темные поглощают его), при этом ни о какой концепции «сверхорганизма» не упоминается.

Верна или нет гипотеза Геи (в любом ее варианте), не столь важно, поскольку ее ценность в другом — она подтолкнула научную мысль, вызвала многочисленные дискуссии и новый поток исследований. Она заставила биологов, геологов, океанографов и метеорологов сесть за стол переговоров и по-новому взглянуть на стары е проблемы.

См. также статью «Равновесие в природе».

ГИЛЬДИИ

Редко выдается возможность изучать сообщества целиком — уж слишком много в них видов. Экологи часто делят сообщества на более мелкие части, которые значительно удобнее исследовать и которые тем не менее сохраняют экологическую значимость. В качестве примера назовем трофические уровни, функциональные группы и гильдии.

В экологии гильдия — это «группа видов, которые используют один и тот же класс ресурсов окружающей среды схожим образом… независимо от таксономической принадлежности, причем требования ниш у них значительно пересекаются» (Рут, 1967). Заметим, что нет таксономических ограничений для включения вида в гильдию, главное — как виды потребляют ресурсы, а не их таксономия. Например, различные виды муравьев, питающихся семенами, и грызунов Аризонской пустыни образуют одну гильдию. Однако часто гильдии состоят из таксономически родственных видов, хотя неясно, до какой степени это является отражением законов природы и до какой — предвзятостью экобиологов.

В определениях экологических понятий существует много интерпретаций и путаницы. По-разному можно толковать, к примеру, такие выражения, как «тот же самый класс» и «схожим образом». Неясно также, как определять понятие «функциональная группа» — как схожие, параллельные или тождественные образования.

При изучении межвидовой конкуренции имеет смысл сосредоточиться прежде всего на гильдиях: поскольку члены гильдии используют те же ресурсы схожим образом, то, скорее всего, между ними будет наблюдаться самая жестокая конкуренция. Но это не значит, что конкуренция обязательно должна наблюдаться между всеми видами, использующими одни и те же ресурсы. Для этого ресурсы должны быть «ограничивающим фактором». Например, размер популяций многих травоядных насекомых удерживается до предела, при котором они могли бы конкурировать друг с другом. Конкуренция возможна не только среди членов гильдии, существуют другие типы конкуренции, не связанные с борьбой за ресурсы.

См. также статьи «Лимитирующие факторы», «Межвидовая конкуренция», «Ниша», «Сообщество», «Функциональные группы».

ГЛОБАЛЬНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Земля испытывает на себе все возрастающее воздействие со стороны человека. Это выражается в изменениях климата, состава атмосферы, а также в уменьшении биологического разнообразия. В основе этих перемен лежит рост численности населения, которое с 1900 года увеличилось в три раза. За последние 100 лет человечество увеличило в 30 раз объем потребляемого ископаемого топлива и в 50 раз объем промышленного производства.

Достаточно рассмотреть лишь одну из граней этого процесса, чтобы понять, насколько драматичными могут оказаться его последствия. Из-за повышенного выделения углекислого и других «парниковых» газов климат может резко измениться, особенно в высоких широтах. Кроме того, пустыни, по всей видимости, будут расти и дальше, а тропические дождевые леса — уменьшаться в размерах: стоит ожидать массовых миграций в попытке избежать последствий засухи или наводнений; будет больше природных катаклизмов, а уровень моря через 100 лет может подняться более чем на 50 см.

Некоторые виды животного и растительного мира уже отреагировали на повышение температуры. Ареалы распространения 22 видов немигрирующих европейских бабочек за последние 100 лет переместились на 240 км к северу; ареалы 59 видов птиц только за последнее десятилетие сдвинулись на 18 км. Некоторые птицы и земноводные стали размножаться раньше срока. И это при том, что потепление было раз в пять меньше, чем ожидается в течение следующих 100 лет.

В XXI веке использование земель в хозяйственных целях будет оказывать серьезное воздействие на биологическое разнообразие наземных животных и растений. Вслед за этим произойдет изменение климата и накопление азота. Результаты изменений будут отличаться в разных биомах; средиземноморские кустарники (см. соответствующую статью) и степи, пожалуй, пострадают более всего и лишатся своего биологического разнообразия. Но во всех сценариях последующего развития остается изрядная доля неопределенности, особенно на уровне отдельных регионов, так как невозможно точно предсказать степень взаимодействия различных факторов. Хотя будущее и неопределенно, ясно, что в наши дни действительно происходит глобальное изменение окружающей среды и что оно будет

продолжаться в обозримом будущем, вероятно, с еще большей скоростью.

См. также статьи «Биологическое разнообразие», «Биомы».

ГЛУБОКОВОДНЫЕ ЗОНЫ

Глубоководные (абиссальные) зоны — области океана глубиной более 2000 м — занимают более половины поверхности земли. Следовательно, это наиболее распространенная среда обитания, но она же остается и наименее изученной. Только в последнее время, благодаря появлению глубоководных аппаратов, мы начинаем познавать этот удивительный мир.

Для глубинных зон характерны постоянные условия: холод, темнота, огромное давление (более 1000 атмосфер), из-за постоянной циркуляции воды в глубоководных морских течениях там нет недостатка кислорода. Эти зоны существуют в течение очень долгого времени, там нет барьеров для распространения организмов.

В полной темноте нелегко найти пищу или партнера, поэтому обитатели морских глубин приспособились узнавать друг друга с помощью химических сигналов; некоторые глубоководные рыбы обладают биолюминесцентными органами, в которых содержатся светящиеся бактерии-симбионты. Глубоководные рыбы — удильщики пошли дальше: когда самец (более мелкий) находит самку, он прикрепляется к ней и у них становится общим даже кровообращение. Другое последствие темноты — отсутствие фотосинтетических организмов, следовательно, сообщества получают питательные вещества и энергию из умерших организмов, попадающих на морское дно. Это могут быть как гигантские киты, так и микроскопический планктон. Мелкие частицы часто образуют хлопья «морского снега», смешиваясь со слизью, питательными веществами, бактериями и простейшими. По пути на дно большая часть органического материала съедается или из него выделяется много азота, поэтому к тому времени, когда остатки заканчивают свой путь, они становятся не очень питательными. Это одна из причин, по которым концентрация биомассы на морском дне очень мала.

Важным объектом будущих исследований глубоководных зон должна стать роль бактерий в пищевой цепи.

См. также статью «Океаны».

ГРАДИЕНТ ШИРОТНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Одно из наиболее общих положений экологии заключается в том, что при приближении к экватору общее количество видов увеличивается. Такой градиент широтного разнообразия наблюдается как в наземных, так и в водных экосистемах, среди позвоночных, беспозвоночных и растений. Есть несколько исключений, в том числе осы — паразиты, тля, некоторые обитатели моря и паразиты позвоночных, однако большинство таксономических групп подчиняется этому правилу.

Но какие законы лежат в основе этого феномена? Экологи не перестают выдвигать все новые и новые гипотезы, на данный момент их существует 28. Согласно некоторым, все дело в увеличении доступной энергии в тропиках, которые занимают огромную территорию, имеют большую стабильность и древний возраст. Большинство объяснений подходит лишь для нескольких классов явлений, для некоторых групп организмов, но не подходит к другим.

Одна из трудностей исследования этого феномена заключается в том, что он наблюдается в таком большом масштабе, что невозможно проверить гипотезы экспериментально. Все, что мы имеем, это эпизодические наблюдения и констатация фактов, что не очень плодотворно для проверки гипотез или выявления сути их различий. Поиск доказательств одной гипотезы не исключает существования другой. Кроме того, было бы слишком оптимистично предположить, что одна-единственная гипотеза сможет объяснить это глобальное явление, касающееся таких разных таксономических групп, как деревья и морские моллюски.

Что касается отдельных групп организмов, то их разнообразие в тропиках объяснить довольно легко. Например, поскольку в тропических лесах много разнообразных видов деревьев, то среди них всегда можно встретить плодовые. Поэтому неудивительно, что в тех же лесах наблюдается большое разнообразие птиц, питающихся фруктами, таких, как попугаи. Вне тропиков они бы вымерли или им пришлось бы мигрировать зимой.

Несмотря на то, что данный феномен изучается на протяжении десятилетий, до сих пор ученые не очень хорошо представляют себе процессы, лежащие в основе одного из самых распространенных биологических явлений на Земле.

См. также статьи «Биологическое разнообразие», «Зависимость количества видов от размера территории»,

«Макроэкология».

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Пожалуй, любой человек, не обладающий специальными знаниями в ботанике, может дать приблизительное описание большинства мировых биомов: в тропических дождевых лесах много деревьев; в степях и саваннах мало или нет деревьев, но много травы; в пустынях вообще мало растительности. Следует также отметить поразительное сходство биомов, располагающихся на разных материках.

Причина такого сходства «жизненных форм» растений в определенных биомах является следствием сходства климатических параметров внутри этих биомов. В ответ на действие доминирующих климатических факторов разные растения выработали похожие стратегии.

Датский ботаник Кристен Раункиер разработал стройную и простую систему классификации жизненных форм растений на основе того, как они защищают свои почки (части растений, из которых появляются новые побеги) в течение неблагоприятного времени года.

Он выделил пять основных жизненных форм растений, которые в различных сочетаниях образуют флору каждого биома.

Во влажных тропических лесах самыми распространенными жизненными формами являются деревья. В таких идеальных для роста условиях свет становится важным фактором, поэтому растения тянутся вверх. Почкам не нужна защита от стихий, и потому они открыты. В местах с холодным или сухим климатом почки деревьев защищены чешуйками.

В высоких широтах, где часто бывает очень холодно (например, в тундре), почки многих растений находятся рядом с землей, где теплее (но не под землей, так как зимой почва промерзает). Большой слой снега, покрывающий почки, служит дополнительным средством защиты от сильного мороза.

В регионах с умеренным климатом многие растения, погибая, падают на землю, где их почки защищает слой опавших листьев и почвы.

В пустынях и других засушливых регионах много однолетних растений, которые пережидают засуху в виде «спящих» семян, пока не пойдут дожди. Другая жизненная форма, характерная для этих биомов, — растения, которые пережидают засуху в виде подземных клубней.

См. также статью «Биомы».

ЗАВИСИМОСТЬ КОЛИЧЕСТВА ВИДОВ ОТ РАЗМЕРА ТЕРРИТОРИИ

Один из экологических принципов гласит, что чем больше территория, тем больше видов растений и животных на ней обитает. На самом же деле если составить график зависимости количества видов от площади, то получится, что скорость, с которой появляются новые виды, уменьшается при увеличении площади предсказуемым образом. Грубо говоря, если разрушить 90 % площади, то исчезнет всего половина видов. Было высказано предположение, что один большой заповедник поддержит больше видов, чем несколько маленьких, равных по площади большому.

Зависимость количества видов от размера территории кажется очевидной, но почему на большей площади появляется больше видов? Было выдвинуто три известных объяснения.

Первое предположение: островная биогеографическая теория (см. соответствующую статью) утверждает, что скорость вымирания будет ниже на более крупных островах, поскольку они могут поддерживать популяции большего размера, а большие популяции вымирают не так скоро. На больших островах обитает больше видов растений и животных, чем на маленьких.

Второе предположение состоит в том, что более крупные территории имеют больше разнообразных местообитаний, отсюда и больше видов. Это звучит правдоподобно, но что имеется в виду под разнообразием местообитаний и как оценить их количество и значимость с экологической точки зрения?

Третье предположение заключается в том, что данная зависимость представляет собой статистическое явление. При увеличении исследуемой территории в поле зрения попадут все распространенные на ней виды; если же увеличивать ее и дальше, то количество новых видов будет уменьшаться, а в поле зрения будут попадать все более редкие виды.

Какая из этих теорий лучшая? Были получены факты, подтверждающие все три гипотезы, и в самом деле, они не обязательно исключают друг друга; в разном пространственном масштабе и в разных сообществах могут действовать различные механизмы.

См. также статьи «Макроэкология», «Островная биогеографическая теория».

ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Невозможно понять экологию современности без знания экологии прошлого. Историческая экология — это «история растительности и ландшафтов» (Рэкхэм, 1998). За тысячи лет человек изменил многие среды обитания; в настоящее время многие ландшафты имеют искусственное или полуестественное происхождение. Различие между естественными и полуестественными ландшафтами становится все более неопределенным.

К примеру, пожары, происшедшие по вине коренных жителей, оказали огромное воздействие на ландшафты, будь то австралийский буш[3] или шотландские болота. Освоение людьми северных лесов совпало с вымиранием крупных млекопитающих, таких, как саблезубые тигры, гигантские бобры и мамонты, хотя в какой степени в вымирании были повинны охотящиеся на них люди и в какой — изменение климата, остается (и, по-видимому, останется) неясным. Американские индейцы выжигали леса, очищая от них огромные пространства. Когда до Америки добрались европейцы, им казалось, что они засталипервозданную природу, но они ошибались. Временная шкала в исторической экологии разнится от десятилетий до тысячелетий. В Северном полушарии начальной точкой экологических изменений, приведших к современному состоянию, считается окончание последнего ледникового периода.

Для того чтобы узнать о сообществах прошлого, исторические экологи применяют различные методы. Например, пыльца, оказавшаяся на дне болот или в торфяниках, может многое рассказать о том, как менялась растительность данной местности. Годовые кольца деревьев могут поведать нам о том, в какие годы погода была благоприятной для роста, а когда случались пожары. Ученые также используют карты, документы и аэрофотоснимки.

Об исторической перспективе, хотя она часто и игнорируется, не следует забывать при восстановлении или сохранении мест обитания. Она показывает, что не существует строго определенного экологического состояния и единой временной точки, которую можно взять за основу при планировании восстановления или сохранения эко систем.

См. также статьи «Восстановительная экология», «Контроль над местообитаниями», «Масштаб в экологии», «Местообитания: их воссоздание».

КЛЮЧЕВЫЕ ВИДЫ

В одном из самых известных экологических экспериментов биолог Роберт Пейн удалил всех представителей вида морской звезды пизастер (Pisaster) с одного из участков каменистого морского берега и наблюдал, какой эффект произведет это на сообщество. Результаты оказались такими, какие и следовало ожидать: при отсутствии морских звезд количество других видов сократилось почти наполовину. Это произошло вследствие чересчур бурного размножения мидий, которые активно включились в борьбу за незанятое пространство и вытеснили другие виды.

Эти морские звезды-хищники контролировали численность мидий и удерживали ее на приемлемом уровне, препятствуя им занять все доступные для обитания места. Очевидно, что морские звезды играли ключевую роль в поддержании биологического разнообразия. Отсюда и термин — «ключевой вид».

С тех пор это понятие употребляется как в более широком, так и в более узком смысле. Теперь оно относится к виду, «влияние которого на сообщество или экосистему является очень большим, гораздо более существенным, чем этого следовало ожидать исходя из его распространенности» (Пауэр, Миллз, 1999).

Некоторые специалисты по охране среды считают, что понятие «ключевые виды» очень важно для определения приоритетов при планировании природоохранных мероприятий. Они утверждают, что при недостатке времени и средств на спасение всех видов нужно сосредоточить усилия прежде всего на ключевых видах, так как это помогает сохранить биологическое разнообразие. Если вымрут ключевые виды, то подобная участь ждет и многих других.

Хотя это и довольно заманчивая идея, но все-таки при определении приоритетов природоохранных акций к ней следует относиться с осторожностью. В конкретных сообществах порой очень трудно (если вообще возможно) выделить ключевые виды. И вообще, является ли вид ключевым, зависит от каждого конкретного сообщества (на других участках каменистого побережья морские звезды могут не быть ключевым видом). Так что, хотя это и важное экологическое понятие, его применение в конкретных целях охраны природы пока еще весьма ограничено.

См. также статьи «Трофический каскад», «Экологическая избыточность», «Экосистемные инженеры».

КОНТРОЛЬ НАД МЕСТООБИТАНИЯМИ

«Необходимость осуществлять контроль над местообитаниями или видами — это признание ошибки» (Сазерленд, 1998).

Для многих местообитаний и видов, подлежащих охране, по меньшей мере в Европе, характерно нахождение их на ранних стадиях сукцессии (см. соответствующую статью). В доисторические времена подходящие местообитания создавались и поддерживались естественным путем, будь то падение деревьев, паводок или лесной пожар. Но сегодня во фрагментированном ландшафте естественное развитие невозможно. Отсюда и потребность осуществлять контроль над имеющимися небольшими фрагментами изолированных местообитаний.

Основное понятие, лежащее в основе контроля большинства местообитаний, — это сукцессия и способы ее замедления (хотя она же служит толчком для создания большинства местообитаний). Обычно при этом появляются различного рода нарушения: выпас скота, рубка деревьев, пожары.

Экологи, осуществляющие контроль над местообитаниями, порой сталкиваются с надуманными мифами, не выдерживающими проверок. Например, в отношении охраны водоемов: чем больше и глубже водоем, тем лучше, и его временное осушение губительно, и т. п.

Осуществление контроля над местообитанием благотворно скажется на одних видах, но причинит ущерб другим. Поэтому прежде всего следует задать вопрос: какое местообитание следует охранять и почему? Прежде чем принимать какие-то меры, необходимо знать, какие виды растений и животных обитают в данной местности. Один из способов контроля больших территорий основан на методе ротации, при котором создается мозаичная картина местообитаний.

Наконец, контроль над местообитаниями следует осуществлять в рамках ландшафта, особенно когда местообитания малы и изолированы. То, что происходит вне местообитаний, порой так же важно, как и то, что происходит внутри них.

См. также статьи «Восстановительная экология», «Ландшафтная экология», «Местообитания: их воссоздание», «Природоохранная деятельность», «Сукцессия».

КОСВЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

В Аризонской пустыне (США) грызуны и муравьи конкурируют друг с другом в борьбе за ограниченные ресурсы семян. Когда после установки в некоторых районах защитных изгородей грызуны исчезли, численность популяций муравьев там поначалу увеличилась, что неудивительно. Однако через некоторое время численность популяций муравьев в зонах, свободных от грызунов, стала уменьшаться. Почему?

Грызуны потребляют зерна разного размера, но предпочитают крупные. Поэтому с исчезновением грызунов растения с крупными семенами стали распространяться все больше и больше, вытесняя растения с мелкими семенами, которыми преимущественно питались муравьи. Так сократились пищевые ресурсы муравьев.

Это пример косвенного воздействия, то есть такого, которое один вид оказывает на другой не прямо, а посредством воздействия на третий, промежуточный вид. Прямое же воздействие предполагает физическое или химическое взаимодействие видов. Косвенные воздействия могут затруднить обработку результатов полевых экспериментов. В Аризоне, например, косвенное воздействие было замечено лишь спустя несколько лет; немногие полевые эксперименты длятся так долго.

Косвенные воздействия могут быть результатом ряда прямых воздействий (например, трофического каскада), либо воздействия какого-либо вида на взаимоотношения между двумя другими видами (например, сосуществование при посредстве хищника). Косвенные воздействия могут быть отрицательными, как в случае межвидовой конкуренции, или положительными («враг моего врага — мой друг»). Можно предполагать, что косвенные воздействия распространены довольно широко, но подтверждающих это сравнительных исследований проведено еще слишком мало. Трудно делать какие — то выводы о важности влияния косвенных воздействий на среду по сравнению с прямым воздействием, еще труднее анализировать частоту различных типов косвенного воздействия и уточнять, в каких условиях они протекают. Похоже, что сильные прямые воздействия влекут за собой и значительные косвенные воздействия, но для проверки этого положения требуется провести больше экспериментов.

См. также статьи «Внедрение новых видов», «Межвидовая конкуренция», «Сосуществование видов при посредстве хищника», «Трофический каскад».

Коэволюция

С точки зрения эволюционной теории виды не могут позволить себе остановиться в своем развитии. Даже если неживая окружающая среда совсем не меняется, вид все равно испытывает давление отбора, поскольку сосуществует с хищниками, паразитами, добычей и конкурентами, которые также эволюционируют. Эти эволюционные изменения могут быть быстрыми, особенно с точки зрения эволюционной временной шкалы.

Коэволюцией называются «обоюдные эволюционные изменения среди взаимодействующих видов» (Томпсон, 1982). В таком случае эволюционное изменение одного вида ведет к эволюционному изменению другого, а это, в свою очередь, порождает изменения у первого вида, и т. д. В качестве примеров коэволюции можно привести взаимодействие насекомых-опылителей и растений (классические примеры — фиговая оса и бабочка, обитающая на юкке), мимикрию, симбиотический мутуализм (см. соответствующую статью) и эволюционную «гонку вооружений» между паразитами и хозяевами, а также отношения между хищниками и их добычей.

Например, когда в 1950-х годах в Австралию в качестве контроля над популяцией кроликов завезли вирус Myxoma, он поразил более 99 % популяции. Такое сильное давление привело не только к быстрой выработке у кроликов устойчивости к вирусу, но и к снижению вирулентности, то есть способности причинять вред, самого вируса.

Существует также много примеров специализированного коэволюционного симбиоза (взаимовыгодного и паразитического) между видами; хотя здесь следует соблюдать осторожность в выводах и не спешить признавать, что коэволюция ведет к специализации. Факты взаимных коэволюционных изменений во многом недостоверны, не всегда ясно, например, в какой степени травоядные влияют на приспособленность растений.

См. также статьи «Вытеснение признака», «Мутуализм», «Паразитизм», «Симбиоз».

ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Ландшафтная экология — новая дисциплина, которая изучает различные экологические процессы, происходящие на территориях, измеряемых гектарами и квадратными километрами.

Такие огромные территории обычно состоят из отдельных фрагментов, как-то: четко выраженные экосистемы (например, водоемы, леса), различные стадии сукцессий и разные способы землепользования (например, сельскохозяйственные угодья, городские районы). Ландшафтная экология изучает взаимоотношения этих фрагментов, ведь то, что происходит с одним, скорее всего, окажет воздействие и на другие фрагменты. К примеру, качество и количество воды, поступающей в реки, зависят от качества воды на территории бассейна, а то, что происходит в местах, примыкающих к природным заповедникам или заказникам, может быть более важным, чем то, что происходит внутри самой охраняемой территории.

В число факторов, анализируемых в ландшафтной экологии, входят размер, форма, «соседство» и положение фрагментов относительно друг друга. Спектр изучаемых процессов очень широк: от круговорота питательных веществ до расселения животных. Кроме того, делаются попытки понять причины и предвидеть последствия изменения ландшафтов с течением времени, в том числе такие явления, как фрагментация мест обитания, экологические нарушения (например, огонь), сукцессия и смена климата.

Размах исследований зависит от того, какие вопросы ставят перед собой исследователи и какие организмы они изучают. Большинство исследований широкомасштабны, проводятся с применением новых технологий, таких, как компьютерная географическая информационная система, которые позволяют изучать большие территории с достаточной степенью точности. Полученную информацию можно затем использовать в математических моделях, предназначенных для предсказания изменения ландшафтов и процессов, связанных с деятельностью человека.

Большинство важных процессов и явлений можно полностью понять только на уровне ландшафтной экологии. Хотя ландшафтной экологии до сих пор недостает теоретических обоснований, в будущем она будет играть все более и более важную роль в экологических исследованиях.

См. также статьи «Масштаб в экологии», «Местообитания:

фрагментация», «Метапопуляция», «Расселение».

ЛЕСА УМЕРЕННЫХ ШИРОТ

Наиболее известный тип лесов умеренных широт (по крайней мере для обитателей Северного полушария) состоит в основном из лиственных деревьев, которые осенью сбрасывают свои листья.

Лиственные леса располагаются в зонах, для которых характерны довольно большие сезонные колебания температуры — прохладная или холодная зима и теплое лето, — а также высокий уровень осадков круглый год. Внешне этот биом, пожалуй, демонстрирует наибольшую изменчивость на протяжении года. Зимой большинство растений находятся в спящем состоянии: наземные, рано цветущие растения зимой представлены в виде луковиц или других подземных частей. Это позволяет им быстро пойти в рост с приходом весны, перед тем как им перекроет свет древесный полог.

Лес — это трехмерная среда обитания, имеющая несколько ярусов (уровней); общая площадь поверхности листьев в несколько раз больше площади, на которой эти леса произрастают. Летом густой древесный полог препятствует проникновению света на нижний уровень. Некоторые теневыносливые растения наземного яруса все же произрастают, особенно на более светлых участках леса. Осенью деревья поглощают из листьев как можно больше питательных и минеральных веществ, что ведет к изменению их цвета перед опаданием. Упавшие листья являются богатыми питательными ресурсами для почвенного сообщества редуцентов.[4]

Леса представляют собой динамическую систему, развивающуюся во времени и в пространстве. Например, основные виды деревьев в умеренных лесах северо-востока Америки — это скорее временные объединения, чем высоко интегрированные сообщества. Со времен последнего ледникового периода каждый вид деревьев распространялся на север независимо от других, и, если подходить с исторической точки зрения, только совсем недавно их пути пересеклись, образовав те леса, которые мы наблюдаем сегодня. Динамическая природа лиственных лесов наблюдается и на региональном уровне; леса — это не столько «зеленое одеяло», сколько «клетчатый плед». Воздействие человека на лесные массивы приводит к тому, что в различных местностях лес находится на разных стадиях восстановления.

См. также статью «Хвойнью леса (тайга)».

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Концепция лимитирующих факторов с некоторых пор используется в сельскомхозяйстве. Недостаток питательных веществ, таких, как нитраты и фосфаты может негативно влиять на урожай сельскохозяйственных культур, поэтому добавки питательных веществ повышают урожайность. В засушливых регионах точно таким же образом урожайность увеличивают за счет воды. Здесь под лимитирующим фактором понимается ресурс, которого недостаточно для потребностей растений в росте.

Что касается популяций, то фактор называется лимитирующим, если его изменение приводит к изменению средней плотности популяции. Например, доступность мест для гнездовий может считаться лимитирующим фактором для популяции птиц, если установка ящиков для гнезд увеличивает ее численность. В одном эксперименте было обнаружено, что отстрел вяхирей[5] не оказывает влияния на размер популяции. Лимитирующим фактором в этом случае оказалось наличие пищи; отстрел птиц приводил к тому, что выжившим оставалось больше пищи, популяцию также пополняли вяхири, мигрирующие из других мест. Точно таким же образом поддерживаются популяции промысловых птиц, например шотландских куропаток.

В определенный промежуток времени (или последовательно в течение года), возможно, действует несколько лимитирующих факторов, и они, по всей видимости, взаимодействуют между собой, определяя размер популяции.

Важно различать факторы, регулирующие численность популяций, и факторы, определяющие их среднюю плотность. Численность популяций могут регулировать только факторы, зависящие от плотности (то есть поддерживающие ее внутри определенных границ), тогда как среднюю плотность популяции определяют факторы как зависящие от плотности, так и не зависящие от нее.

Понятие лимитирующих факторов играет важную роль во многих областях экологии, начиная с изучения межвидовой конкуренции и заканчивая контролем над вредителями и предсказанием влияния повышения уровня углекислого газа на продуктивность растений.

См. также статьи «Регулирование численности популяции», «Сверху вниз — снизу вверх», «Факторы, зависящие от плотности».

ЛУГА

Большинство лугов в широком смысле, то есть равнин с умеренным климатом (степей, прерий, пампасов), находится во внутренних областях континентов, где слишком сухо для лесов и слишком влажно для пустынь. В тех областях, где мог бы произрастать лес, луга образуют искусственным путем для выпаса скота, для этого лес выжигается. Почти на всех естественных лугах до недавнего времени паслись крупные млекопитающие (только на равнинах Северной Америки паслось до 60 миллионов бизонов).

Зима в такой местности холодная или умеренная, а лето жаркое, вследствие чего возникает опасность пожаров. На луга умеренного климата приходится значительная часть плодородных почв, и огромные их участки были превращены человеком в сельскохозяйственные угодья.

Для лучшего понимания экологии лугов их делят на естественные, полу-естественные и искусственные. Естественные луга возникли в результате климатических изменений, процессов, происходящих в почве, деятельности диких животных и пожаров. Полу-естественные луга (пастбища) образуются и изменяются в результате деятельности человека, но они специально не засеваются. Примером таких лугов могут стать равнины Западной Европы, очищенные от лесов. Если их оставить в покое, то через какое-то время там вырастут леса.

Откуда же взялись те растения, которые теперь растут на полу-естественных лугах? Небольшие луговые участки имеются на высокогорьях или на неплодородных почвах; отдельные растения произрастают на лесных опушках и полянах. Некоторые луга известны разнообразием своей флоры, и теперь их даже охраняют, не давая возможности превратиться обратно в лес.

Значительная часть биомассы растений, грибов и беспозвоночных в лугах умеренного климата находится под землей. Здесь грибы-симбионты, переплетенные с огромной плотной массой корней, образуют микоризную[6] сеть. Она служит богатым источником питания для неисчислимых беспозвоночных.

См. также статьи «Биомы», «Саванны», «Симбиоз».

МАКРОЭКОЛОГИЯ

В последнее десятилетие все большую популярность в экологии приобретает подход под названием «макроэкология». В то время как большинство экологов подробно исследуют особенности взаимоотношений видов на небольших участках в течение недолгого времени, макроэкологи мыслят и действуют широкомасштабно.

Действие некоторых экологических процессов заметно только в сопоставлении с другими или в широком временном масштабе, поэтому их невозможно исследовать экспериментально. Здесь нужны иные подходы. Один из возможных — наблюдать крупномасштабные процессы и явления природы и затем искать им объяснения, в этом и состоит основная суть макроэкологии.

Показать, что подобные процессы действительно происходят, — задача не из легких. Для того чтобы выделить какие-то закономерности из путаницы фактов, необходимо больше свидетельств и больше образцов для изучения, поэтому объектом исследования становятся более изученные виды. Если имеются некоторые закономерности, то возможно предположить и то, что основные экологические процессы носят универсальный характер. Среди общих закономерностей можно назвать градиент широтного разнообразия, зависимость количества видов от размера территории, а также связь между размерами тела, численностью популяции и площадью ареала распространения.

Главная проблема — это объяснение процессов, лежащих в основе закономерностей. Без экспериментального подхода нелегко выявить различие в процессах. Кроме того, многие закономерности, по всей видимости, имеют не одну, а несколько причин, несколько механизмов действия, так что бывает трудно определить важность того или иного процесса.

Недостаток экспериментального подтверждения был основной мишенью критики макро-экологического подхода. Однако широкомасштабный подход в экологии по-прежнему необходим. Многие из критических замечаний, высказанных в адрес макро-экологии, были в свое время высказаны и в адрес окаменелостей как свидетельства эволюции. Но разве возможно было бы понять механизм эволюции без изучения окаменелостей?

См. также статьи «Градиент широтного разнообразия», «Зависимость количества видов от размера территории», «Масштаб в экологии», «Обобщения в экологии», «Экспериментальная экология».

МАСШТАБ В ЭКОЛОГИИ

Много различных экологических процессов действует в рамках гораздо большей (или меньшей) пространственной и временной шкалы, чем та, которая привычна для нашего восприятия. Пространство в экологии измеряется величинами от микроскопических до глобальных, а время — от секунд до тысячелетий.

Большинство же экологических исследований длится не более пяти лет и охватывает пространство площадью не более 10 м *2*. Это весьма существенно, так как нет никаких причин предполагать, что процессы, происходящие в рамках какого-то экологического исследования, будут оставаться важными с точки зрения более крупного пространственного и временного масштаба.

Согласно одному из определений, экология аналогична реконструкции фильма «по нескольким фрагментам одной пленки или следующим друг за другом фрагментам разных пленок, которые, как мы надеемся, относятся к похожим фильмам» (Винс и др., 1986). Смысл этого высказывания состоит в том, что невозможно полностью понять экологические процессы без оценки масштаба. Это прекрасно понимают, например, экологи пресных вод, поскольку нельзя познать экологию рек без учета процессов, действующих на всем пространстве их бассейна. Отсюда все более увеличивающееся количество долгосрочных исследований, которые дают более адекватную картину различных экологических процессов.

Размеры организмов, которые изучают экологи, варьируются от микроскопических (бактерии) до гигантских (синие киты и секвойи); размер при этом имеет важное экологическое значение. Например, скорость воспроизводства, размер популяции и скорость метаболизма находятся в зависимости от размера. Для того чтобы переместиться в воде, рыбам достаточно движения хвоста, а микроорганизмы передвигаются в воде, словно в густой патоке. Точно так же изменяется и значение различных процессов, если их рассматривать в разном временном масштабе. То, что для нас кажется случайным экологическим «нарушением», для деревьев, живущих сотни лет, может быть регулярным процессом.

Не стоит недооценивать значение, которое оказывает на интерпретацию процессов выбранный масштаб, поэтому нужно уметь правильно его выбирать. Это одно из основных правил для эколога.

См. также статьи «Ландшафтная экология», «Макроэкология».

МЕЖВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ

Распространенность и роль межвидовой конкуренции всегда были одними из самих горячо дискутируемых вопросов в экологии.

Межвидовая конкуренция определяется как взаимоотношение между двумя и более видами, неблагоприятное для всех участников (см. «Межвидовые взаимоотношения»). Часто подобное взаимоотношение бывает асимметричным, тогда один вид страдает от конкуренции больше, чем другой. Существует несколько способов негативных взаимоотношений, начиная от косвенных, таких, как конкуренция за ограниченные ресурсы (эксплуатационная конкуренция) или наличие хищника, общего для нескольких видов (косвенная конкуренция), и заканчивая прямыми взаимоотношениями, такими, как применение физических или химических средств для вытеснения конкурента или лишения его возможности пользоваться ресурсами (активная конкуренция). Пример последней — действия казарок. На скалистых морских берегах очень ценится свободное пространство, и казарки пользуются любым случаем, чтобы столкнуть своих соседей с камней.

Дарвин утверждал, что межвидовая конкуренция должна быть сильнее между близкими видами, поскольку они, как правило, потребляют схожие ресурсы. Хотя в последнее время была обнаружена конкуренция и между далекими видами, концепция Дарвина все еще остается в силе.

Представления о роли конкуренции с годами изменялись. Поначалу предполагалось, что она весьма распространена и важна, затем некоторые экологи выдвинули на первый план роль хищничества или внешних воздействий на структуру сообществ. Позднее экологи признали, что конкуренция играет важную роль среди некоторых групп организмов (например, растений), но среди других групп (например, растительноядных насекомых) она не так уж. И лишь совсем недавно было обнаружено, что на самом деле межвидовая конкуренция довольно широко распространена среди растительноядных насекомых.

Существует два основных последствия конкуренции: либо один вид вытесняет другой (конкурентное исключение), либо они сосуществуют.

См. также статьи «Вытеснение признака», «Гильдии», «Межвидовые взаимоотношения», «Ниша», «Разделение ресурсов», «Сосуществование видов».

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООНОШЕНИЯ

Изучение межвидовых взаимоотношений является, очевидно, самой главной частью экологии как науки.

Самый простой способ классифицировать взаимоотношения между видами — это определить влияние, которое один вид оказывает на другой. Оно может быть полезным, вредным или нейтральным (обозначается соответственно знаками +, - и 0). На основании этого можно составить пять типов взаимоотношений: межвидовая конкуренция (-, -), аменсализм (-, 0), комменсализм (0, +), контраменсализм (+, -) и мутуализм (+, +).

Каждый тип можно разделить дальше на основе задействованного механизма. Контраменсализм может возникать на основе как трофических (пищевых) отношений (например, в случае с хищничеством), так и нетрофических взаимоотношений (например, в случае с мимикрией). Межвидовая конкуренция может возникнуть, когда два вида потребляют один и тот же ограниченный ресурс, либо когда на них охотится один и тот же хищник, либо когда они поедают друг друга.

На основании чего мы определяем тип взаимоотношений? Влиять можно на популяцию (на ее рост, равновесие, численность) либо на отдельные особи (скорость роста, размер, темп размножения). Важны, конечно, оба уровня, но влияние на особи (например, если их убивают) не всегда отождествляется с влиянием, оказываемым на популяцию.

Если заняться исследованием численности популяций, неясно, что лучше и плодотворней: измерять общее воздействие одной популяции на другую или оценивать влияние на особей и их численность?

Более того, взаимоотношения могут меняться, они не заданы раз и навсегда. Тип взаимоотношений часто зависит от условий окружающей среды и от наличия других видов (посредством «непрямых взаимоотношений»). Например, взаимоотношения между двумя видами плодовой мушки и видом гриба в упрощенной лабораторной модели оказались весьма разнообразными, зависящими от условий окружающей среды. Фактически, были отмечены все виды вышеперечисленных взаимоотношений.

См. также статьи «Косвенные воздействия», «Межвидовая конкуренция», «Мутуализм», «Паразитизм», «Растительноядные», «Хищничество».

МЕСТООБИТАНИЕ

Место обитания (местообитание) — это, как следует из названия, место, где обитает организм, например водоем, скалистое побережье или лес. Для крупных организмов можно ограничиться таким масштабом, но для более мелких полезнее внести уточнения. В лесу, например, беспозвоночные обитают в почве, в сухих деревьях, в навозе, в кроне деревьев и т. д. Таким образом, местообитание лучше всего определять для каждого конкретного организма. Очень маленькие (с точки зрения человека) места обитания часто называются микро местообитаниями, например, личинка молиминера обитает на отдельном листе падуба.

Разнообразие мест обитания в географических регионах обычно соответствует разнообразию видов; как правило, в регионах с большим разнообразием мест обитания бывает много разных видов. Важна также и «архитектурная» сложность места обитания. Например, объеденная под корень трава пастбища не может поддерживать многих наземных насекомых так, как разнообразные луговые травы.

Анализ географических особенностей распространения отдельных видов показывает, что места по краям определенной территории обычно меньше подходят для обитания, чем места внутри территории. Даже в относительно небольшой географической местности местообитания различаются по качеству; популяции в бедных ресурсами местах пополняются посредством иммиграции «лишних» особей из более богатых мест, поэтому качество местообитания измеряется согласно темпу прироста популяции. Данную зависимость можно применять при сохранении и поддержании мест обитания.

В настоящее время многие специалисты обеспокоены повсеместным разрушением и ухудшением качества мест обитания; в самом деле, разрушение мест обитания представляет, по всей видимости, наибольшую угрозу биологическому разнообразию. Один из результатов разрушения мест обитания — это фрагментация, то есть уменьшение их в размере, и изоляция. При этом риск вымирания популяций, оказавшихся во фрагментированных местах обитания, увеличивается.

См. также статьи «Ландшафтная экология», «Местообитания: фрагментация».

МЕСТООБИТАНИЯ: ИХ ВОССОЗДАНИЕ

В индустриальных странах основная часть топлива и строительных материалов добывается из-под земли, и, для того чтобы их добывать, разрушаются естественные местообитания. После того как запасы полезных ископаемых заканчиваются, обычно остается «дыра в земле» и куча (часто токсичных) отходов. Кроме того, естественные местообитания сокращаются в результате таких видов деятельности, как прокладка дорог, сельскохозяйственное использование угодий, посадка биологически однородных лесов.

В наши дни на месте разрушенных местообитаний или даже на «голой» территории возможно создать полу-естественные местообитания. Вопрос заключается в том, стоит ли это делать. Некоторые исследователи утверждают, что техника воссоздания местообитаний дает своего рода «лицензию на их уничтожение». Другими словами, уже неважно, что одно местообитание уничтожается, раз после прекращения хозяйственной деятельности мы можем создать другое местообитание на этом или ином месте. Но не все так просто; действительно, есть примеры успешного воссоздания местообитаний, но большая часть таких попыток потерпела неудачу, в основном потому, что вновь созданные места обитания нуждаются в постоянном контроле, а многие заказчики и исполнители проектов вряд ли способны на выполнение таких долгосрочных обязательств.

Конечно, вновь созданное местообитание никогда не будет точным повторением разрушенного, поскольку каждое из них является уникальным продуктом, возникшим и развивавшимся в условиях данной местности. Если имеется выбор, то сохранение местообитаний всегда предпочтительнее их воссоздания.

Принимая во внимание все вышесказанное, приходится признать, что индустриальное общество уже уничтожило многие местообитания, оставив позади себя свалки и пустоши. В таких случаях техника воссоздания местообитаний может принести пользу, хотя и не всегда; так, некоторые постиндустриальные пространства Великобритании стали даже охраняемыми территориями из-за того, что они поддерживают большие и необычные популяции растений. Поскольку индустриальная деятельность человека в обозримом будущем будет продолжаться, воссоздание местообитаний станет важным механизмом, при помощи которого экологи могут смягчить некоторые (но далеко не все) последствия разрушений.

См. также статьи «Восстановительная экология», «Контроль

над местообитаниями», «Луга», «Природоохранная деятельность», «Сукцессия».

МЕСТООБИТАНИЯ: ФРАГМЕНТАЦИЯ

В начале XVI века более 80 % территории современного бразильского штата Сан-Паулу было покрыто тропическими дождевыми лесами. Спустя пятьсот лет от них мало что осталось. Отдельные островки тропических лесов и основанных на них мест обитания посреди освоенных человеком районов едва напоминают о былом разнообразии. То же самое наблюдается и во всем мире; в наше время сокращение и фрагментация естественных мест обитания представляет основную угрозу биологическому разнообразию.

Фрагментация ведет не только к сокращению количества мест обитания (а потому и к сокращению биологического разнообразия), но и к изолированности оставшихся фрагментов, что увеличивает риск вымирания видов.

Фрагментация влечет за собой так называемые «пограничные эффекты» как на физическом, так и на биологическом уровне; все больше и больше районов становятся переходными зонами между различными местообитаниями. На границе леса, например, теплее, светлее и менее влажно, чем внутри, туда переселяются организмы из пограничных районов.

Здесь важно понять, что при фрагментации мест обитания (в том числе заповедников и природоохранных зон), не превышающих определенную площадь, образуются исключительно пограничные зоны без центра; в таком случае становится невозможным сохранять сообщества центральных зон.

Один из возможных способов преодолеть эффект изоляции мест обитания, возникающей при их фрагментации, — это поддержание (или создание) «коридоров» дикой природы, чтобы виды могли перемещаться по ним из одного места обитания в другое. Но такие коридоры должны быть достаточно широкими, чтобы поддерживать и сообщества центральных зон, иначе некоторые виды просто не смогут ими воспользоваться. При этом сами виды тоже должны быть достаточно подвижными, а многие исчезающие виды обладают невысокой способностью к расселению. Создание коридоров влечет за собой определенный риск: по ним из одного фрагмента в другой могут перейти нежелательные элементы, например «нежелательные» хищники или болезни.

Так на чем же следует сконцентрировать усилия по охране природы, принимая во внимание ограниченность наших средств и ресурсов? Создавать коридоры, даже если их эффективность не столь велика? Или же нужно сначала устранить отрицательные

последствия пограничных эффектов? В настоящий момент нет однозначного ответа на эти вопросы.

См. также статьи «Биологическое разнообразие», «Ландшафтная экология», «Межвидовые взаимоотношения», «Метапопуляция», «Островная биогеографическая теория».

МЕТАПОПУЛЯЦИЯ

Мир природы фрагментирован. Очень часто бывает так, что в местообитания, пригодные для существования определенного вида, вклиниваются местообитания, не подходящие для этого вида. Таким образом, на региональном уровне популяция часто состоит из некоторого числа локальных популяций; такую популяцию более высокого уровня можно назвать «метапопуляция».

Если наблюдается миграция особей между отдельными локальными популяциями, значит, мы имеем дело с метапопуляцией. Принцип миграции — вот то основное, что отличает теорию метапопуляций от стандартной теории популяций, анализирующей смертность и рождаемость внутри отдельной популяции. Внутри региональной метапопуляции отдельные местные популяции вполне могут вымереть, а потом их местообитание будет колонизировано особями соседних популяций, и на этом месте вновь появится локальная популяция.

Теория метапопуляций становится основной теоретической парадигмой для природоохранной биологии. Все большее количество планов сохранения отдельных видов строится на основе математических моделей теории метапопуляций.

Экологию метапопуляций важно иметь в виду при проведении конкретных природоохранных мероприятий. Например, охрана изолированных заказников окажется скорее всего бесполезной, если виды, которые требуется охранять, существуют в виде метапопуляций. В таком случае охрану видов следует проводить с учетом особенностей всего окружающего ландшафта. Иногда потребуется активно охранять и местообитания, не занятые в данное время этим видом, но которые он может занять впоследствии.

Но если теорию метапопуляций применять слепо, без оглядки на конкретные условия, то можно только ухудшить положение. Например, увеличивающаяся фрагментация местообитаний привела к тому, что многие популяции становятся все более изолированными друг от друга и даже превращаются в полностью изолированные малые популяции; если малая популяция полностью изолирована от других и не входит в метапопуляцию, то она может очень быстро вымереть.

См. также статьи «Ландшафтная экология», «Местообитания: фрагментация», «Модели в экологии», «Островная биогеографическая теория», «Популяция», «Расселение», «Фрагментация».

МИКРОБНАЯ ПЕТЛЯ

Иногда метод исследований или технология могут коренным образом изменить наш взгляд на вещи. Например, согласно стандартной концепции водной пищевой цепи, на нижнем уровне находится фотосинтезирующий планктон, которым питается зоопланктон, его же, в свою очередь, поедают рыбы. Но данная концепция изменилась после того, как ученые поняли, что традиционная техника взятия образцов не позволяет выловить микроскопический планктон. Теперь известно, что нано — и пикопланктон размером от 0,2 до 20 микрометров (1 микрометр — это тысячная доля миллиметра) в большинстве океанов являются основными первичными продуцентами. Фактически микроорганизмы составляют основную часть биомассы океанов. Однако они слишком малы, чтобы ими питался непосредственно зоопланктон, и их потребляют сначала простейшие, которые и служат добычей зоопланктона.

Оказалось также, что значительная доля первичных продуцентов умирает до того, как их съедят, и что большая часть океанических сообществ зависит от растворенного в воде органического вещества. Органическое вещество водных систем различают по размеру; то, что меньше 45 микрометров, называется растворенным органическим веществом (РОВ). РОВ образуется тремя основными способами. Во-первых, его выделяет фотосинтезирующий планктон. Во-вторых, зоопланктон поглощает не весь нано- и пикопланктон, остатки его образуют РОВ. Наконец, в — третьих, обнаружилось, что некоторые вирусы буквально взрывают некоторые бактерии изнутри и органическое вещество этих бактерий также входит в состав РОВ.

РОВ было бы потеряно для океанических сообществ, если бы оно не вовлекалось в так называемую «микробную петлю», которая действует наряду с традиционной пищевой цепью. В этой микробной петле в виде РОВ перерабатывается почти половина первичного продуцента. Сначала РОВ поглощают бактерии, которых поглощают простейшие, которыми, в свою очередь, питается зоопланктон. В этой точке микробная петля соединяется с основной пищевой цепью.

См. также статьи «Биогеохимические циклы», «Разложение», «Трофическая сеть», «Трофический уровень», «Экологическая энергетика», «Экология микроорганизмов».

МИНИМАЛЬНЫЙ РАЗМЕР ПОПУЛЯЦИИ

Малочисленные популяции сталкиваются с несколькими видами опасности, которые, взаимодействуя между собой, ухудшают их и без того тяжелое положение. Если численность популяции падает ниже определенного уровня, который называется «порогом минимального размера жизнеспособной популяции», она вступает на путь вымирания.

В число опасностей, с которыми сталкиваются малые популяции, входят генетические осложнения и влияние случайных факторов на популяционные процессы, то есть рождаемость, несбалансированное соотношение полов. Теперь считается, что генетические проблемы не касаются непосредственно малых популяций; гораздо опаснее другие, например, непредсказуемые изменения условий окружающей среды. Это могут быть и частые незначительные события (плохая погода), и нечастые «катастрофы» (например, ураганы).

Проблема для экологов состоит в том, что редкие виды труднее изучать; к тому же исследования ограничены по времени. Поэтому экологи применяют математические модели для оценки возможности вымирания малой популяции через определенный срок. Построение таких моделей называется анализом популяционной жизнеспособности. При помощи этих моделей экологи могут предсказать результат природоохранных мероприятий и выработать стратегию охраны вида. В короткий период времени (несколько лет) модели дают довольно точные предсказания, но с увеличением временного масштаба появляется все больше неопределенности.

После преодоления «порога» минимального размера жизнеспособной популяции ее вымирание становится почти неизбежным, если не принимать никаких мер. Важно понять причины, по которым популяция становится малочисленной; нужно научиться предотвращать причину, а не устранять последствия. То же самое и при составлении математических моделей: они имеют дело уже с малой популяцией и не объясняют, как она достигла такого состояния. Единой теории по этому поводу не существует; причины, по которым виды становятся редкими, сложны и различны в каждом конкретном случае. Даже если мы понимаем причины вымирания вида, то часто не можем их устранить.

См. также статьи «Модели в экологии», «Природоохранная деятельность», «Редкие виды».

МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ

Роль моделей в экологии всегда была спорным вопросом. Приверженцы моделей утверждают, что без теоретического обоснования экологи обречены собирать разрозненную информацию, они не способны связать ее воедино и осознать общую картину. Практики же говорят, что им не хватает времени на то, что другие называют моделями, что сами модели либо очень упрощенные, либо имеют малую практическую ценность, либо слишком отвлеченные и не отражают экологической реальности. Правы каждый по-своему приверженцы обеих точек зрения.

Модели полезны не столько тем, что их предсказания точно отражают реальность, порой эти предсказания могут оказаться достаточно точными, но совсем не по тем причинам, которые предполагались. Гораздо полезнее случаи, когда теория (модели) расходится с реальным положением дел. Тогда понятно, что первоначальные предположения неверны, и приходится задать вопрос: «Что именно неверно и почему?»

Как и эксперименты, модели не могут быть одновременно реалистичными, точными и обобщающими; в самом лучшем случае они объединяют два качества из трех. Существует два основных типа математических моделей: простые общие модели и детализированные модели. Каждый имеет вполне определенное назначение; затруднения возникают тогда, когда их используют не там, где нужно.

Простые общие модели помогают экологам мыслить строго, основываясь на ясно выраженных предположениях. Это своего рода «карикатуры» на природу, которые помогают прояснить сущность происходящих в ней процессов. Они не предназначены для подготовки точных предсказаний или для применения к конкретному виду в конкретном местообитании.

Детализированные модели ориентируют на конкретные виды. Для их построения требуется много информации, что позволяет давать достаточно точные предсказания. Они, например, полезны для разработки методов борьбы с вредителями или планов сохранения того или иного вида.

См. также статьи «Метапопуляция», «Минимальные размер популяции», «Обобщения в экологии», «Экспериментальная экология».

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭКОЛОГИЯ

В прессе часто появляются заметки о том, что торговцы дикими животными пытаются продавать запрещенные виды или продукты, изготовленные из вымирающих видов животных, прикрываясь торговлей вполне легальным товаром.

Один из способов разрешения проблемы — использование генетических технологий, таких, как генетический анализ ДНК образцов и сравнение образцов для определения вида. Например, таким образом выяснилось, что некоторые продукты из китового мяса, продаваемые в Японии, сделаны из мяса охраняемых законом горбатого кита и финвала.

Такие примеры показывают, как можно использовать современные достижения молекулярной биологии в практической экологии и охране природы. Молекулярный анализ можно также применять для определения способности особей из одной местности приспособиться к другой, что важно при планировании увеличения численности популяций. В таком случае молекулярный анализ может помочь определить, какая из популяций генетически наиболее близка той популяции, численность которой планируется увеличить. Это очень важно, поскольку генетическое различие между популяциями может привести к большим проблемам. Молекулярная экология занимается также оценкой воздействия, которое генетически модифицированные виды могут оказать на окружающую среду.

Молекулярные технологии зарекомендовали себя и в других областях экологии. Например, их использовали при определении родителей птенцов предположительно моногамных птиц. Исследования показали, что «внебрачные» связи могут быть достаточно частыми и давать довольно внушительную часть потомства. Полученные данные легли в основу исследований возможного риска и выгод от связей самок с непостоянными партнерами, стратегий, которые постоянные партнеры применяют для предотвращения таких связей (например, наблюдение за самкой, повторное спаривание), а также того, как предположительная степень родства потомства может влиять на поведение самцов в воспитании детенышей.

МУТУАЛИЗМ

С точки зрения растений, пчелы — это «половые органы с крыльями», переносящие пыльцу с мужских органов одного растения на женские органы другого. За эту работу они получают награду в виде нектара. Это классический пример мутуализма, взаимоотношения между видами, которое оказывается полезным для обеих сторон.

Можно привести много поразительных примеров мутуализма: муравьи, которые защищают акацию от поедания ее травоядными, получая взамен нектар и белки; муравьи, которые выращивают грибы на своих «фермах» и даже защищают их от вредителей при помощи бактерий, производящих антибиотики; потребляющие целлюлозу бактерии в пищевых трактах термитов и травоядных. Мутуализм может быть прямым, при этом часто происходит обмен питательными веществами, энергией либо распространение семян и пыльцы, или косвенным, при посредстве промежуточных видов.

Не всегда легко измерить или даже определить пользу, которую каждый вид извлекает из взаимоотношений, касается ли дело индивидуальной приспособленности или размера популяции. Взять хотя бы случай с лишайниками: цианобактерии и многие водоросли могут прекрасно жить самостоятельно, и неясно, какая им польза от партнеров — грибов. Есть предположение, что это вовсе не мутуализм — грибы просто эксплуатируют водоросли.

В наше время экологи рассматривают мутуализм как форму взаимной эксплуатации, при которой польза, как правило, перевешивает цену, которую приходится платить. Как и в случае с другими видами межвидовых отношений, польза и цена часто зависят от обстоятельств, что придает мутуализму больший динамизм, чем обычно предполагается. Например, часто утверждают, что мутуализмом являются взаимоотношения корней растений и грибов: грибы предоставляют растениям минеральные питательные вещества, а взамен получают углеводы. Это может быть верным для почв, бедных питательными веществами, но когда в почве достаточно минеральных веществ, грибы растению не нужны, они всего лишь забирают часть их ресурсов, и такое взаимоотношение становится паразитическим.

См. также статьи «Косвенные воздействия», «Межвидовые взаимоотношения», «Симбиоз», «Трофический каскад».

НАРУШЕНИЯ

Когда в 1987 году сильный ураган, пронесшийся над Англией, вырвал с корнями 15 миллионов деревьев, эта катастрофа была объявлена национальным бедствием. Но многочисленные посадки новых деревьев были в основном не нужными, поскольку леса восстанавливаются естественным путем.

Нарушения бывают различной частоты и различной интенсивности, причем часто эти два аспекта обратно пропорциональны друг другу. На одном конце спектра находятся частые небольшие нарушения вроде тех, когда дети переворачивают камни на морском берегу; на другом конце — очень редкие, но сильные нарушения, вызванные, например, падением метеорита.

Нелегко дать выразительное и непредвзятое определение нарушения. То, что является нарушением с нашей точки зрения, — это скорее некое событие, не направленное на конкретные организмы, приводящее к смертности и в конечном итоге освобождающее такие ресурсы, как пространство. Поскольку нарушения в большинстве мест обитания неизбежны, виды выработали различные стратегии сопротивления им, а многие даже зависят от нарушений, освобождающих пространство.

Нарушения — это важное средство поддержания многообразия видов. На освободившихся вследствие нарушений участках происходит сукцессия; таким образом, на региональном уровне местообитания состоят из мозаики растительных фрагментов, находящихся на разной стадии восстановления, и в каждом наблюдается свое особое сочетание видов.

На уровне небольших местообитаний применима теория «среднего уровня нарушений». Если нарушения небольшие и нечастые, доминирующий вид вытесняет более слабых конкурентов, поэтому разнообразие сокращается. Если же нарушения часты и обширны, то они уменьшают численность всего сообщества и это тоже ведет к уменьшению разнообразия. Поэтому предполагается, что наибольший уровень разнообразия присущ системам со средним уровнем нарушений.

См. также статьи «Пожары», «Равновесие в природе», «Средиземноморские кустарники», «Сукцессия».

НИША

Нет единого определения экологической ниши; на настоящий момент существует по крайней мере три различных употребления этого абстрактного и довольно загадочного понятия.

Наименее формально этот термин применяется при описании функциональной роли, которую вид играет в сообществе. Так употреблял это слово биолог Чарлз Элтон.

Позже родилась концепция ниши как «многомерного гиперобъема». В данном случае каждая ось графика представляет использование ресурса (например, типа пищи) или устойчивость к условиям окружающей среды, от которых зависит жизнь вида (например, температура). Ниша представляет собой степень использования видами ресурсов и диапазон устойчивости к условиям окружающей среды, в которых вид может существовать и размножаться. Так понимал термин «ниша» Хатчинсон, и сейчас эта концепция наиболее распространена. Хатчинсон разделил ниши на «фундаментальные» и «реализованные». Реализованные ниши — это подмножество фундаментальных ниш, испытывающих ограничивающее воздействие со стороны других взаимодействующих видов.

Хотя в абстрактном смысле ниша, по Хатчинсону, и полезна, данную концепцию не очень легко использовать для практических экологических задач.

Из общетеоретического представления можно вывести более утилитарную концепцию «функции использования ресурсов» (ФИР), которая концентрируется на измерении одного ресурса (хотя можно построить и многомерную модель). Эта концепция ниши наиболее конкретна и вместе с тем наиболее удобна при исследовании межвидовой конкуренции за ресурсы. В отличие от ниши Хатчинсона, ФИР концентрируется на том, что реально происходит внутри границ устойчивости, и на том, как ресурсы разделяются между конкурирующими видами.

Каждый тип ниши имеет свои недостатки, но все они как абстрактные понятия полезны тем, что предоставляют теоретическое обоснование для исследования экологии видов. Какой из типов наиболее полезен, зависит от конкретных практических задач.

См. также статьи «Межвидовая конкуренция», «Местообитание», «Разделение ресурсов», «Сосуществование видов».

ОБОБЩЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ

Любая наука ищет в многообразии окружающего мира какие — то закономерности и объяснение этих закономерностей. В экологии тоже актуален вопрос о том, насколько реально выделить общие закономерности и до какой степени правомерно применять теории, объясняющие конкретные явления. По всей видимости, не существует универсальных экологических законов, которые можно применить ко всем явлениям вне их связи с конкретным местом или временем; все закономерности или схемы до той или иной степени зависят от обстоятельств. Это значит, что закон или теорию следует применять, опираясь на конкретные обстоятельства.

Конечно, существуют общие, широко распространенные экологические процессы (конкуренция, экологические нарушения, хищничество и т. д.), но их значимость в разных системах различна и они часто порой непредсказуемы, поскольку зависят от наличия конкретных организмов, от окружающей среды, в которой происходят взаимодействия. Время и место — также важные факторы, влияющие на закономерности. Например, биомы — это общие схемы, которые сильно зависят от качества почвы, от осадков, ветров и пожаров. Иногда конкретные детали настолько искажают общую картину, что мы наблюдаем отклонение от климатических закономерностей.

В случае с биомами наблюдается определенная и предсказуемая закономерность. Если экологам дать описания климата, показатели температур и осадков, сведения о составе почвы и пожароопасности, то они с большой долей достоверности смогут определить доминирующий для данной местности тип растительности. В других же областях экологии закономерности далеко не всегдапросматриваются. Для экологии сообществ особой трудностью, например, является то, что она имеет дело с так называемыми «системами средней численности». Довольно легко предсказать поведение нескольких объектов, так же как и легко предсказать поведение очень большого количества объектов, исходя из закона средних чисел. Проблемы возникают в том случае, когда приходится исследовать совокупность взаимодействующих друг с другом объектов, численность которых слишком велика, чтобы наблюдать их по отдельности, и слишком мала, чтобы оперировать средними числами.

См. также статьи «Биомы», «Макроэкология».

ОЗЕРА

Большинство озер находятся в Северном полушарии, в областях, подвергшихся воздействию ледников. Следовательно, таким озерам не более 12 000 лет. Исключения составляют такие огромные древние озера, как Байкал или Танганьика.

Судьба многих озер одинакова — рано или поздно они заполнятся илом, отложениями частиц, смытых с соседних с ними земель; выходит, что озера — преходящее явление по сравнению с реками. Мелкие озера заполняются быстрее не только из-за небольшого объема, но из-за того, что растительность вдоль их берегов и на мелководьях способствует быстрому образованию детрита (мелких органических частиц).

В глубоких озерах, находящихся в зонах умеренного климата, каждую весну происходит процесс термальной стратификации. В результате этого процесса над холодными слоями воды скапливается более теплый слой. Между этими слоями наблюдается резкая граница, ниже которой температура и уровень содержания кислорода значительно понижаются.

Первичную продукцию в озерах производит преимущественно фотосинтезирующий планктон (озера, как правило, слишком глубоки, чтобы в них произрастали растения с корнями, за исключением зон вблизи берегов). Из-за ограниченного поступления солнечного света этот планктон концентрируется в верхних слоях. Летом его численность увеличивается, и он потребляет все доступные питательные вещества. Когда же он в конечном итоге опускается на дно, то питательные вещества не возвращаются в экосистему, так как верхний и нижний слои озера не смешиваются.

Кроме того, в отличие от морского дна, дно большинства озер служит местом обитания лишь ограниченного числа видов, в основном потому, что там мало кислорода; летом бактерии потребляют кислород при разложении остатков планктона, а новые порции кислорода из верхних слоев не поступают.

Зимой стратификация нарушается и слои озера смешиваются. Происходит ли процесс стратификации и насколько часто — зависит от широты. Подобные процессы протекают и в океанах; океаны и озера действительно имеют немало схожих черт.

См. также статью «Океаны».

ОКЕАНЫ

Океаны огромны. Они занимают 71 % поверхности земли, в них содержится 96 % свободной воды, на некоторых участках их глубина превышает 10 км. В целом океаны обеспечивают для организмов 99 % жизненного пространства планеты.

Вода — удивительное вещество, отличающееся почти от всех остальных химических соединений той же массы. На Земле она существует в трех состояниях (твердом, жидком и газообразном); она удерживает тепло, так что по сравнению с сушей океаны мало подвержены резким колебаниям температуры; и, к счастью для обитающих в воде организмов, в твердом состоянии она менее плотная, чем в жидком (лед плавает на поверхности).

Океаны синие. Считается, что вода океанов имеет синий или голубой цвет, хотя в более обитаемых прибрежных областях он скорее зеленый, так как отражаемый водой синий цвет частично поглощается растворенной в ней органической материей.

Океаны подвижны. Движение масс воды в океанах подчиняется сложным законам, среди которых можно выделить основные. Благодаря вращению Земли и действию ветров возникают океанические течения, которые перемещают массу воды у поверхности и оказывают огромное влияние как на региональный, так и на общемировой климат. Существуют также глубинные океанические течения, не связанные с движением воды у поверхности. Эти течения перемещают массы воды внутри океанов. Кроме движения в горизонтальном направлении, есть области вертикального движения (например, в Арктике холодные и плотные воды движутся ко дну). Наиболее плодородные участки океанов располагаются в тех местах, где богатые питательными веществами глубинные воды поднимаются в верхние слои. Там эти вещества поглощают фотосинтезирующий планктон.

Океаны соленые. Большая часть химических веществ поступает в океаны вследствие эрозии горных пород, остатки которых смывают в моря и океаны реки. Хлориды возникли в результате реакций соляной кислоты, извергнутой в газообразном виде из вулканов на заре истории Земли. Почему океаны не становятся более солеными? Многие химические соединения образуют отложения (до нескольких километров толщиной), покрывающие дно океанов. В конечном итоге они становятся горными породами и, благодаря тектонической активности, часто выходят на поверхность, продолжая круговорот химических веществ.

См. также статьи «Глубоководные зоны», «Озера».

ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Окружающая организм среда состоит из четырех взаимодействующих компонентов: местообитания, других организмов, ресурсов, условий.

Ресурсы — это нечто, что можно потреблять и что может истощиться, то есть пища, свет, пространство. Условия — это физические и химические особенности окружающей среды, то есть температура, скорость ветра, кислотность и наличие воды, — то, что нельзя потреблять.

Некоторые среды называются экстремальными, такие, как Арктика, жаркие пустыни, глубины океана с невероятным давлением. Однако экстремальны они только с точки зрения человека, а не с точки зрения обитающих там организмов. Для глубоководных рыб экстремальными оказались бы поверхностные воды. Единственный опыт пребывания в таких условиях они могут приобрести только тогда, когда люди поднимают их с глубины; в таком случае они, возможно, испытывают определенное «неудобство», прежде чем в буквальном смысле слова взорваться изнутри вследствие изменения давления среды.

Всякая окружающая среда с течением времени изменяется, причем это время может варьироваться от секунд до геологических эпох. Все виды организмов обладают некоторым запасом «прочности», который позволяет им приспосабливаться к таким изменениям, оказывающим влияние на их распределение и численность.

Термин «окружающая среда» имеет также и несколько популярных значений, определяемых религиозными и культурными факторами. Для некоторых окружающая среда — это нечто оторванное от повседневной действительности, для других же — ее важнейшая составляющая часть. Одни люди различают естественную и искусственную среду, а другие — нет.

Восприятие этого термина играет важную роль, так как от него зависит, будем ли мы эксплуатировать или сохранять окружающую среду. Первобытные охотники, вероятно, воспринимали окружающую среду как противника, с которым нужно бороться, а для тех, кто стал заниматься сельским хозяйством, это было хранилищем ресурсов, которые необходимо использовать. С развитием техники и промышленности, а также с увеличением численности населения окружающая среда, к сожалению, стала рассматриваться и как удобная свалка для отходов.

См. также статью «Глобальное изменение окружающей

среды».

ОРГАНИЗМЫ

В экологии часто приходится уделять внимание отдельным организмам. Но что такое, собственно говоря, отдельный организм, особь или индивид? Среди животных легко выявить отдельные особи. Они четко отличаются от других особей и проходят через конкретные стадии развития (например, яйцо — личинка — куколка — взрослая особь); каждое животное обладает строго определенным набором частей тела.

Труднее обстоит дело с так называемыми модулярными организмами, развитие которых следует не по твердо установленному плану: на форму каждого конкретного организма большое влияние оказывают условия окружающей среды (например, на форму дерева могут повлиять сильные ветры). Во взрослой стадии такие организмы чаще всего неподвижны; в качестве примеров можно привести как животных (кораллы и губки), так и растения. Такие жизненные формы являются доминирующими во многих местах обитания и часто становятся «экосистемными инженерами» (см. соответствующую статью).

В основе строения модулярного организма лежит принцип повторяющихся единиц (модулей). Для некоторых видов характерна повторяющаяся ветвистая структура (деревья, кораллы), другие (например, травы) — делятся на физиологически отдельные, но генетически идентичные части (клоны). Клонирование (вегетативное размножение) растений позволяет этим неподвижным организмам освоить большую территорию. Например, к одному клону осины принадлежат около 47 000 деревьев, занимающих площадь 43 гектара.

Различные части модулярных организмов могут иметь разный возраст. Иногда бывает так, что организм продолжает жить, даже если его большая часть уже мертва, как в случае с деревьями. При этом они не прекращают расти и не стареют; умирают они преимущественно тогда, когда их что-то губит. Следовательно, модулярные организмы — это самые старые организмы планеты.

Иногда термин «организм» применяют по аналогии и к таким понятиям, как колонии, экосистемы и даже Земля в целом. Почти все биологи не одобряют такое использование данного термина, поскольку оно не согласуется с современным эволюционным мышлением.

См. также статьи «Гея», «Экосистемны е инженеры».

ОСТРОВНАЯБИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ

Хотите узнать, как размер острова влияет на количество видов, обитающих на нем? Это легко сделать: поделите его пополам и наблюдайте за последующими переменами. Хотите узнать, как скорость иммиграции связана с расстоянием до материка? Покройте остров большими палатками, уничтожьте внутри всех насекомых и ждите прибытия новых мигрантов.

В одном эксперименте для проверки «равновесия островной биогеографической теории» объектом исследования были выбраны мангровые острова. Основной принцип этой теории заключается в том, что постоянное количество видов, обитающих на острове, определяется равновесием (см. соответствующую статью) между скоростью вымирания и скоростью иммиграции. Это равновесие динамическое: отдельные виды приходят и уходят, но общее количество остается постоянным.

Островная биогеографическая теория предложила биологическое объяснение одному наиболее распространенных явлений в природе — зависимости количества видов от размера территории (чем больше территория, тем больше видов на ней обитает).

С ее помощью также было установлено несколько правил для создания заповедников. С тех пор оказалось, что нельзя применять простые и общие теории для решения таких сложных вопросов.

Островная биогеографическая теория и приводимые в качестве ее подтверждения факты не раз подвергались критике, уменьшилась значимость теории в природоохранной биологии, где ей на смену пришла теория метапопуляций. Однако островная биогеографическая теория сыграла важную роль в развитии экологии. Она помогла экологам осознать важность процессов, происходящих на уровне ландшафта, и, что еще более важно, стимулировала огромное количество исследований, увеличивших запас наших знаний о мире природы.

См. также статьи «Зависимость количества видов от размера территории», «Ландшафтная экология», «Местообитания: фрагментация», «Метапопуляция», «Модели в экологии».

ПАРАЗИТИЗМ

Более половины видов, обитающих на Земле, являются паразитами, но подробно изучать их экологи начали только недавно, и то, в основном, с точки зрения хозяев — паразиты считаются одной из проблем, ждущих своего разрешения. Но давайте рассмотрим именно паразитов, а не их хозяев.

Что такое паразиты? Это организмы, которые получают ресурсы от своих хозяев, причиняя им в процессе своей жизнедеятельности некоторый вред (хотя хозяева при этом далеко не всегда погибают). Они очень тесно связаны с организмами своих хозяев (обитая на их теле или внутри него) и обычно в течение своего жизненного цикла атакуют только одну особь.

С точки зрения паразитов хозяева являются фрагментированным местообитанием, богатым ресурсами, но с ограниченным сроком существования. Как и в случае с любыми фрагментированными местами обитания, ключевой процесс здесь — расселение. Для паразитов, обитающих на теле хозяина, расселяться достаточно легко, хотя и труднее получать ресурсы, чем тем, кто обитает внутри. К тому же снаружи не так тепло и уютно. Для внутренних паразитов многие симптомы заболевания (чихание, кашель, диарея и т. д.) служат механизмом расселения.

Одно из лучших мест обитания — пищеварительный тракт: здесь много пищи, удобные вход и выход. Но выйдя из кишечника хозяина, не так легко забраться обратно. В качестве связующего звена используются другие виды, причем сам паразит проходит через, казалось бы, совершенно ненужные стадии жизненного цикла. Некоторые паразиты даже изменяют поведение хозяина и используют его в своих целях.

Еще одна проблема для паразитов состоит в том, что их среда обитания борется с ними: организм хозяина включает средства защиты от посторонних организмов. Считается, что паразиты эволюционируют в направлении понижения вирулентности, то есть способности причинять вред. Некоторые действительно становятся менее опасными для хозяев, но другим по-прежнему требуется погубить хозяина для того, чтобы перейти в другое местообитание. В любом случае достигается такой уровень вирулентности, при котором обеспечивается максимальное приспособление к условиям среды (которой для паразитов служит организм хозяина).

См. также статьи «Болезни», «Коэволюция», «Паразитоиды», «Хищничество».

ПАРАЗИТОИДЫ

Существует много неприятных видов смерти, но быть заживо съеденным, возможно, один из самых худших. Такова судьба миллиардов насекомых, которых выбрали своей жертвой паразитоиды.

Паразитоиды — это насекомые (в основном осы), самки которых выбирают себе добычу, но не убивают ее: в тело своей жертвы они откладывают одно или несколько яиц. Жертва становится живым носителем свежих запасов пищи (которые в отдельных случаях еще и пополняются) для личинок паразитоида.

Такой образ жизни не редок. Почти 10 % известных видов насекомых являются паразитоидами, а это значит, что видов паразитоидов больше, чем видов млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных и рыб вместе взятых. Они также служат мощным оружием в борьбе с насекомыми-вредителями.

Паразитоиды часто находят своих жертв при помощи химических меток. Например, паразитоидов, которые нападают на плодовых мушек, привлекает запах гниющих фруктов; других притягивают химические вещества, выделяемые растениями, которых поедают другие насекомые.

Обычно внутри хозяина выживает только одна личинка, так что в уже «использованное» насекомое яйца обычно не откладываются. Паразитоиды в процессе эволюции выработали способность различать зараженных и незараженных хозяев при помощи химических меток, оставленных яйцекладущими самками.

Хозяева не так уж беззащитны; они разработали средства поведенческой, физической и химической защиты. Даже если яйцо отложено внутри их тела, специальные кровяные клетки окружают яйцо и заключают его в оболочку, не позволяя ему развиваться и получать питательные вещества. Паразитоиды могут в ответ вводить в тело жертвы химические вещества, не позволяющие кровяным клеткам слипаться; некоторые даже ведут настоящую биологическую войну, вводя вместе с яйцами вирусы, которые воздействуют на иммунную систему хозяина.

См. также статьи «Биоконтроль над вредителями», «Коэволюция», «Химическая экология», «Хищничество».

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Животные получают энергию, поедая другие организмы, тогда как зеленые растения и некоторые микроорганизмы получают энергию непосредственно от солнца. Они преобразуют и накапливают эту энергию в углеводах, используя углекислый газ воздуха. Некоторую часть этой энергии, «зафиксированной» фотосинтезом, растения используют для собственного обмена веществ; оставшаяся часть преобразуется в биомассу и становится доступной для тех организмов, которые питаются растениями. Биомасса — это масса живой материи на определенной площади или в определенном объеме, в нее входят и омертвевшие куски, все еще прикрепленные к организмам, такие, как кора деревьев.

Накопление биомассы фотосинтезирующими растениями за определенный промежуток времени (обычно один год) называется чистой первичной продукцией. Связанный с ней термин «первичная продуктивность» — это скорость, с какой биомасса накапливается на единицу площади или объема. Много растительной биомассы ежегодно производится в океанах, из-за их размера первичная продукция накапливается в них в огромном количестве, реальная же продуктивность (производство биомассы на единицу площади) довольно мала.

Первичная продуктивность зависит от многих факторов. К наиболее продуктивным экосистемам относятся тропические влажные леса и эстуарии (широкие устья рек). На суше большинство продуктивных экосистем располагается, как правило, недалеко от экватора, где теплее; на других широтах продуктивность во многом зависит от наличия воды. Наличие питательных веществ также важно, их уровень обусловливает предел продуктивности. Вот почему добавка удобрений приводит к увеличению урожая. Факторами, обусловливающими предел продуктивности в океанах, являются питательные вещества, такие, как нитраты и железо, а также свет.

Первичная продуктивность — это ключ к процессам, происходящим в экосистеме; в конечном итоге от нее зависит жизнедеятельность всех организмов-консументов, то есть организмов, являющихся в пищевой цепи потребителями органического вещества. Люди потребляют около 45 % общемировой первичной продукции суши. Повышающаяся концентрация углекислого газа в атмосфере, по всей видимости, оказывает большое влияние на систему производства первичной продукции. Однако взаимодействие между углекислым газом, температурой, влажностью и количеством питательных веществ

настолько сложно, что неясно, каким в точности будет результат изменений.

См. также статьи «Лимитирующие факторы», «Разложение», «Трофический уровень», «Экологическая энергетика», «Экосистема».

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Почему некоторые животные проявляют альтруизм? Что мы имеем в виду под словом «поведение»?

Основные положения поведенческой экологии заключаются в том, что существует генетический компонент поведения, который может регулироваться естественным отбором, и что приспособления возникают потому, что они полезны для особи, а не для вида. Исходя из этих положений, экологи пытаются понять последствия применения той или иной схемы поведения, вычислить, какие шансы выжить и дать потомство они дают индивиду, чем и определяется его приспособленность. Приспособленность индивида — это вероятность передачи копии своих генов следующему поколению. Размножение — всего лишь один из способов достижения этой цели; поскольку близкие родственники имеют в основном общий набор генов, то оказание им помощи тоже будет способствовать выживанию определенного генотипа (непрямая приспособленность).

Экологи, занимавшиеся поведенческой экологией, заимствовали из экономики некоторые модели, например так называемый анализ затрат и результатов. Конечно, наилучшая «стратегия» индивида часто зависит от поведения других индивидов того же вида. Кроме того, хотя рассчитать затраты и результаты для одного отдельного вида деятельности довольно легко, основная задача поведенческой экологии состоит в том, чтобы рассчитать влияние друг на друга разнообразных видов деятельности, таких, как поиск пищи, поиск партнера и спасение от хищников.

В недавнее время основное внимание поведенческой экологии — в немалой степени благодаря развитию молекулярной биологии — сместилось в область репродуктивных стратегий, особенно полового отбора, связанного с выбором партнеров и «конкуренцией сперматозоидов». Поведенческая экология также все больше ассоциируется с высшими уровнями биологической организации. Например, в отличие от традиционных моделей поведенческой экологии, недавно представленные «индивидуальные» модели популяционной динамики исследуют воздействие различий в поведении индивида на популяцию.

И наконец, модели поведенческой экологии начинают применяться в изучении вопросов охраны природы. Как, например, отреагирует вид на изменение условий окружающей среды?

ПОЖАРЫ

В XIX веке в Австралии детей и аборигенов секли плетьми за то, что они поджигали кустарники. Таким образом власти хотели снизить количество пожаров, но добились совершенно противоположного результата: сильные пожары стали еще более частыми. Почему?

Пожар — это естественный феномен, на протяжении миллионов лет играющий важную роль в наземных экосистемах. Пожар возникает естественным образом в сухой среде, где имеется достаточно топлива (органического вещества), источник возгорания и много кислорода. Две основные причины возгорания — удары молнии (около трех миллионов каждый год) и деятельность человека.

Существует три основных вида пожаров. Наземные пожары распространяются на уровне земли или под ней; они обладают большой разрушительной силой, и некоторые сообщества восстанавливаются после них столетиями. Верховые пожары сжигают кроны деревьев и могут быть достаточно сильными; они часто губят взрослые деревья и, таким образом, освобождают пространство для роста молодых растений. Поверхностные пожары сжигают топливо (иголки хвойных деревьев, траву), которое быстро превращается в пепел; огонь при этом имеет довольно низкую температуру (300 °C) и быстро перемещается. Пламя губит молодую поросль, но не часто наносит ощутимый вред взрослым деревьям. Всего в нескольких сантиметрах под поверхностью почвы температура может превышать обычную на 10–15 °C, поэтому семена или регенерирующие части растений остаются неповрежденными.

В пожароопасной среде некоторые растения выработали особые приспособления; к ним, например, принадлежат, огнестойкая кора и подземные хранилища семян. У некоторых растений выработалась даже зависимость от пожаров, и при отсутствии пожаров они не дают семян или не прорастают. Некоторые растения стали легковоспламеняющимися. Что касается животных, большинство из них спасаются от пожара бегством либо зарываются в землю.

Австралийские аборигены знали, что делали. В наши дни в некоторых местообитаниях, подверженных пожарам, специально разводят искусственные пожары или не гасят некоторые естественные; таким образом уничтожается избыток топлива. Однако вопросы, касающиеся использования пожаров в измененных человеком ландшафтах, сложны и неоднозначны.

См. также статьи «Луга», «Нарушения», «Саванны», «Средиземноморские кустарники», «Хвойные леса (тайга)».

ПОПУЛЯЦИЯ

Исследование популяций — центральная часть экологии. Популяция — это группа организмов одного вида, обитающих в определенной местности в определенный промежуток времени. Поскольку большинство популяций не имеет строго очерченных границ, то экологам приходится обозначать их исходя из практических задач.

Главным показателем, на основании которого проводятся сравнения различных местностей, является объем (плотность популяции). Но данный показатель не сообщает много важной информации. Распределение особей на местности (скоплениями или разбросанно) тоже может оказаться весьма важным, так как от этого зависит вероятность взаимодействий между ними.

Размер популяций определяется следующими основными факторами: рождаемостью, смертностью и миграциями. Экологи обычно сосредоточивают внимание на первых двух показателях, так как их довольно легко измерить, но приток и отток особей также немаловажен (особенно в метапопуляциях), поэтому к процессам миграции сейчас относятся более серьезно.

Для получения полной информации о сообществе недостаточно просто подсчитать количество особей. Например, все популяции характеризуются некоторой возрастной структурой (молодые особи; взрослые зрелые особи, достигшие стадии размножения; старые особи, миновавшие стадию размножения) и состоят из генетически неоднородных индивидов. Для иллюстрации возьмем крайний пример: будущее популяции, состоящей из особей, миновавших стадию размножения, весьма отличается от будущего популяции, состоящей из зрелых особей. Важно также и соотношение полов, особенно у популяций видов, находящихся под угрозой вымирания. Последние 18 особей какало (единственный в мире нелетающий попугай, ведущий ночной образ жизни), обитающие в Новой Зеландии, вполне могли бы иметь некоторый шанс на возрождение, если бы все они ни оказались самцами.

Изучение популяций может оказаться очень полезным для решения многих практических задач: например, для контроля численности вредителей, восстановления численности диких животных, рационального использования природных ресурсов, животных и растений (например, отлова рыбы), сохранения редких видов.

См. также статьи «Метапопуляция», «Регулирование численности популяции», «Рост популяции».

ПРИРОДООХРАННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

В 1979 году в Англии окончательно исчезла большая голубая бабочка (Large Blue butterfly), количество особей которой в течение предшествующих десятилетий неуклонно сокращалось. Детальные исследования выявили причину сокращения численности этого вида, но было уже поздно. Оказалось, что ее гусеница зависит от одного вида рыжих муравьев, на которых она паразитирует. В Англии эти рыжие муравьи выжили только на теплых, обращенных к югу склонах холмов с нетолстым слоем дерна. Сочетание факторов, в число которых входили и изменения в сельском хозяйстве, привели к уменьшению травяного покрова. Как следствие уменьшилась численность муравьев, а за ними и численность бабочек. Поняв эти закономерности, экологи завезли новых особей, и теперь все восстановилось.

Этот пример иллюстрирует одно важное правило: при проведении природоохранных мероприятий ничто не может заменить подробного анализа и понимания всех экологических закономерностей при условии, что имеется достаточно времени, для того чтобы выявить эти закономерности. Природоохранная биология была названа кризисной наукой, в которой важные решения приходится принимать на основании неполных знаний. Кроме того, нельзя недооценивать и другие аспекты природоохранной деятельности. Цель природоохранных мероприятий — «обеспечить непрерывное существование видов, местообитаний и биологических сообществ, а также взаимодействие видов и экосистем» (Спеллерберг, 1996). При этом можно задействовать различные механизмы. В прошлом основное внимание уделялось конкретным (часто «ключевым» видам), а в последнее время больше внимания уделяется сохранению местообитаний и функционированию экосистем в целом. Основная задача при этом — охрана и поддержание местообитаний.

Последнее средство, применяемое в самых крайних случаях, — сохранение и приумножение видов в зоопарках с последующим внедрением их в дикие места обитания. И опять же успех здесь зависит от подробных экологических знаний; прежде чем выпускать животных на волю, нужно удостовериться в том, что причина, по которой их численность сократилась, больше не действует в этой местности.

См. также статьи «Биологическое разнообразие», «Контроль над местообитаниями», «Местообитания: их воссоздание»,

«Минимальные размер популяции», «Редкие виды».

ПУСТЫНИ

Пустыни, как правило, располагаются в тропических и субтропических регионах. Они занимают третью часть суши. К образованию пустынь в этих регионах приводят многие факторы, например, наличие на пути дождей горных цепей (таких, как Скалистые горы или Анды) или удаленность от океанов (основного источника влаги).

Когда мы говорим о пустынях, то обычно представляем себе горячее и сухое место, но в некоторых пустынях может быть довольно холодно, а ночью случаются даже заморозки, как, например, в пустыне Гоби. Даже жаркие пустыни из-за отсутствия облачного покрова ночью охлаждаются (хотя до заморозков дело не доходит). Основными характеристиками пустынь являются малый уровень осадков (менее 25 см в год) и высокая интенсивность испарения.

Растения приспосабливаются к выживанию в условиях редких и непродолжительных дождей двумя основными способами: избегают сухости или привыкают к ней. Когда начинается дождь, кажется, что некоторые растения возникают буквально ниоткуда (на самом деле из спящих семян или подземных луковиц); за несколько недель они завершают свой жизненный цикл или пополняют свои подземные запасы воды. Другие растения разработали эффективные способы получения и удерживания воды. Многие из них обладают обширной горизонтальной корневой системой, предназначенной для того, чтобы во время дождя поглотить максимум воды; такие растения всегда произрастают на большом расстоянии друг от друга. Суккуленты, такие, как кактусы, хранят в себе воду, полученную во время дождя. Все, что способно сохранить воду в сухой местности, привлекает к себе животных, поэтому многие растения пустынь обзавелись колючками и средствами химической защиты.

Поскольку растительность пустыни немногочисленна и преимущественно несъедобна, разнообразие травоядных невелико. В отличие от них довольно велико количество животных, питающихся семенами, и хищников. К жизни в теплых и сухих условиях пустыни прекрасно приспособлены ящерицы.

В то время как все другие биомы вследствие человеческой деятельности сокращаются в размерах, пустыни увеличиваются, особенно в Африке. Рост населения, экстенсивное использование пастбищ и вырубка того, что осталось от немногочисленных лесов, приводят к опустыниванию местности.

См. также статью «Средиземноморские кустарники».

РАВНОВЕСИЕ

Равновесие в экологии — это состояние системы, сохраняющееся неизменным. Так, если смертность в популяции равна рождаемости, ее численность будет оставаться постоянной (при условии, что постоянной остается среда и нет миграций). Но что произойдет, если случится нарушение вроде засухи или большого притока особей из другой популяции? Если популяция вновь возвращается в состояние равновесия, то мы наблюдаем стабильное равновесие. Равновесие может быть стабильным локально или глобально. Если, например, равновесие восстанавливается только после малого нарушения, но не после большого, то такая популяция стабильна локально, но нестабильна глобально. Существует несколько аспектов стабильности: стабильность может означать либо сопротивляемость изменениям, либо быстрое восстановление после нарушений.

Условия среды непостоянны, поэтому для многих популяций, скорее всего, не существует точки стабильного равновесия, но даже в среде постоянной, согласно теории хаоса, популяции могут претерпевать непредсказуемые изменения. В наши дни экологи понимают состояние стабильного равновесия как некую «полосу» размера популяции, к которой она возвращается после нарушений (такая полоса называется «аттрактор»).

Споры по поводу того, являются ли популяции и сообщества системами, которым свойственно или не свойственно равновесие, становятся во многом бессмысленными, если понять, что все зависит от избранной пространственной и временной шкалы. К примеру, стабильные метапопуляции состоят из некоторого числа нестабильных популяций, связанных между собой процессом расселения. Численность популяции вредителей может невероятно увеличиться за относительно короткий период, за которым последует не менее невероятное сокращение численности, но если рассматривать этот процесс в более широком масштабе, то такие колебания становятся предсказуемыми и их можно также назвать равновесием. Однако если взять еще больший масштаб времени, то можно усомниться в том, что для популяций и сообществ вообще существуют состояния равновесия, так как все они подвержены изменениям, связанным, например, с переменой климата.

См. также статьи «Масштаб в экологии», «Островная биогеографическая теория», «Равновесие в природе», «Регулирование численности популяции».

РАВНОВЕСИЕ В ПРИРОДЕ

Понятие «равновесие в природе» стало одним из центральных положений экологической мысли, начиная с древних времен. Хотя это словосочетание несколько неопределенно (равновесие чего именно?), оно предполагает, что природа, если ее не тревожить, всегда будет оставаться в состоянии гармонии и совершенства. На протяжении многих веков эта гармония отождествлялась с божественным провидением. Например, согласно древнегреческому философу Геродоту, хищники не съедают всех животных, на которых охотятся, по той причине, что божественное провидение наделило их различным механизмом размножения: робкие травоядные производят многочисленное потомство, тогда как «жестокие и вредные создания довольно бесплодны». По Геродоту, львица за всю жизнь рождает только одного детеныша, потому что по мере роста он своими когтями разрывает ее матку на части. К счастью для львов, дело обстоит вовсе не так, иначе это был бы слишком плохой пример божественного провидения — львы полностью исчезли бы, если бы две взрослые особи рождали всего одного детеныша.

Иногда божественный гнев разрушает равновесие, но позже природа возвращается в состояние гармонии. Более основательные сомнения в божественной справедливости возникли тогда, когда были найдены первые ископаемые остатки и люди поняли, что они принадлежат вымершим видам. Если в природе наблюдается такое замечательное равновесие, то почему эти виды исчезли с лица Земли?

В XX веке взгляды на природное равновесие постоянно менялись, начиная с утверждения Чарлза Элтона о том, что «равновесия в природе не существует», и заканчивая идеями, что виды сами поддерживают равновесие ради «общего блага». Эти идеи даже породили теорию о том, что все сообщества и даже Земля в целом представляют собой «сверхорганизмы». В наши дни ни один серьезный ученый не разделяет взглядов об общем благе или сверхорганизмах, и большинство их склоняются к точке зрения Элтона.

Споры по поводу равновесия в природе оказывают большое влияние на то, каким образом мы используем природу и вмешиваемся в ее процессы. От этого зависит, будем ли мы стремиться сохранить природу такой, какая она есть, или будем изменять ее.

См. также статьи «Масштаб в экологии», «Нарушения», «Популяция», «Равновесие», «Регулирование численности

популяции».

РАЗДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ

Представьте себе, что два вида вьюрков, питающихся семенами, живут в одном и том же месте. Семян мало, и виды конкурируют между собой. Но, несмотря на конкуренцию, виды могут сосуществовать при условии, что между ними наблюдается разделение ресурсов, то есть в данном случае они потребляют семена разных размеров. Разделение ресурсов имеет место, поскольку каждый из видов задерживает свое развитие в большей степени, чем развитие конкурента, что является одним из условий сосуществования. Поэтому один вид не становится достаточно распространенным и многочисленным, чтобы вытеснить другой. Точное количество ресурсов, которое должны «перекрываться» для того, чтобы один вид вытеснил другой, варьируется для каждого конкретного вида и зависит от многих факторов.

Ресурс может разделяться по положению в местообитании, а также по своим параметрам, таким, как вид пищи или размер. Некоторые экологи утверждают, что ресурсы могут распределяться и по времени, которое является дополнительным измерением (временное разделение ресурсов), хотя это и не так просто себе представить. До тех пор пока виды используют различные типы ресурсов или пока ресурсы восстанавливаются достаточно быстро, временное разделение ресурсов, по всей видимости, не очень эффективно, поскольку отдельные виды потребляют ресурсы первыми и они не достаются тем, что появляются позднее.

Считается, что разделение ресурсов — это обычное средство, с помощью которого виды, конкурирующие за ресурсы (см. «Межвидовая конкуренция»), способны сосуществовать. Однако обратное не обязательно верно: если в природе виды разделяют ресурсы, то это еще не значит, что они являются конкурентами. Вполне может случиться так, что виды конкурировали в прошлом и разделение ресурсов положило конец их конкуренции. Или конкуренция привела к вымиранию видов, которые потребляли общие ресурсы, оставив только те, чьи ресурсы были абсолютно другими и не мешали сосуществованию. Если же ресурсы не ограничены, то совпадение или разделение ресурсов не играет важной роли.

См. также статьи «Вытеснение признака», «Межвидовая конкуренция», «Ниша», «Сосуществование видов».

РАЗЛОЖЕНИЕ

В большинстве экологических систем основная растительная биомасса не поедается животными и сразу переходит к стадии разложения. Наземные экосистемы содержат почти в два раза больше мертвого растительного материала (детрита), чем растительной биомассы; материал этот поедают огромные полчища организмов — редуцентов, — последнее звено пищевой цепи. Но, возможно, потому, что основная часть этого процесса скрыта под землей или под водой, разложению не уделялось должного внимания, даже несмотря на тот факт, что существование некоторых сообществ поддерживается благодаря потреблению мертвого органического вещества. Например, основной источник питательных веществ в глубоководных океанических зонах, а также во многих лесных водоемах — это остатки умерших организмов, от опавших листьев до мертвых китов и планктона, опустившихся на морское дно.

Разложение происходит вследствие физиологических и биохимических причин. Редуценты (прокариоты и грибы) расщепляют сложные органические соединения на более простые неорганические, которые потом потребляют растения; такой процесс называется минерализацией. Это, как очевидно, самая важная стадия круговорота питательных веществ. Хотя потребители детрита питаются непосредственно разлагающимися растениями и/или бактериями-редуцентами, живущими среди разлагающихся веществ, сами они непосредственно детрит не минерализуют. Однако они измельчают фрагменты, увеличивая площадь деятельности микроорганизмов. Следовательно, разложение происходит более эффективно при наличии как редуцентов, так и потребителей детрита.

Остатки умерших растений не очень питательны: в древесине много трудно усваиваемых веществ, таких, как целлюлоза и лигнин, к тому же лиственные деревья, перед тем как погибнуть, сбрасывают листья, в которых и содержится основная часть питательных веществ. Почему лишь очень немногие животные выработали способность переваривать целлюлозу, остается загадкой, поскольку это основной компонент растений; вместо этого они «полагаются» на бактерий и простейших, переваривающих растения за них. Мертвые животные, напротив, очень питательны, поэтому пользуются «широким спросом» у многочисленных потребителей падали. Животных часто успевают съесть до того, как они полностью разложатся.

См. также статьи «Микробная петля», «Первичная продукция»,

«Экосистема».

РАССЕЛЕНИЕ

В конце XIX века европейских скворцов завезли в Центральный парк Нью-Йорка; к концу XX века они распространились по всей стране. Это яркий пример расселения популяции.

Расселение — распространение особей и удаление их друг от друга — это важный фактор в экологии. Способностью расселяться на большой территории обладают почти все организмы, исключение составляют, пожалуй, бескрылые птицы. Даже неподвижные организмы, такие, как растения или прикрепленные к одному месту ракообразные, распространяются при помощи семян и планктонных личинок. Легко понять, почему организмы расселяются в нестабильных местообитаниях или местообитаниях, подверженных сукцессии, но есть причины, по которым расселение происходит и в стабильных местообитаниях. Благодаря этому уменьшаются возможность близкородственного скрещивания (инбридинга) и возможность конкуренции со стороны родственников.

Способность к расселению может также играть некую роль в процессе сосуществования конкурирующих видов или хищников и их жертв. Часто существует обратное отношение между способностью к конкуренции и способностью к расселению. Пока новые места обитания создаются с достаточной частотой, более слабые конкуренты могут выжить благодаря быстрому расселению, опередив на шаг своих более приспособленных конкурентов. Расселение — это ключевой процесс в экологии метапопуляций, оно приобретает особое значение в качестве реакции видов на фрагментирование мест обитания.

Расселение может быть активным (перелет) или пассивным (семена, разносимые ветром). Чаще оно происходит на ранних стадиях развития, хотя у наземных насекомых расселяются и взрослые особи. Способность к расселению, особенно активному, может привести к определенному риску: расселяющиеся организмы могут и не найти приемлемых мест обитания.

Способность к расселению устанавливает довольно жесткие границы распределения многих видов. Однако человек, разъезжая по всему свету, пренебрег этими границами и завез некоторые виды в несвойственные им места обитания, что привело к значительным экологическим последствиям.

См. также статьи «Внедрение новых видов», «Метапопуляция», «Стратегии жизненного цикла», «Фрагментация».

РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ

Растительноядные (или травоядные) животные — это животные, питающиеся растениями. Термин допускает различные вариации взаимоотношений между животными и растениями. Иногда это может быть хищничество, когда животное губит все растение и съедает его. Например, тли — это паразиты растений. А вот овцы — пастбищные животные — выщипывают растения и обычно не губят их (по крайней мере те, что адаптировались к выщипыванию).

Воздействие растительноядных на растения разнообразно; оно зависит от того, в какой стадии жизненного цикла потребляется растение, какие его части потребляются, насколько интенсивно, когда и как часто. Большинство исследований растительноядных сфокусировано на том, что происходит на поверхности земли, но ведь некоторые животные потребляют и подземные части растений.

Растения могут реагировать на потребление их животными двумя способами: стараться избежать этого либо приспособиться. Сопротивление потреблению часто выражается в форме химической, физической (колючки и т. п.) либо иной защиты (так, акацию от поедания ее растительноядными защищают муравьи). Устойчивость (толерантность) — это способность растений восстанавливать размер и численность после потребления. Например, в благоприятные периоды многолетние растения накапливают запасы углеводов, с помощью которых впоследствии компенсируют потери, вызванные животными. Таким образом, следует ожидать, что устойчивость чаще встречается в тех местах, где много питательных веществ и где растения легко восстанавливаются (хотя иногда бывает и наоборот). Точно так же следует ожидать, что медленно растущим растениям труднее восстанавливать утраченные ткани, и потому они менее устойчивы; такие растения скорее разработают средства химической или физической защиты.

Некоторые растения приспособились к умеренному выщипыванию их пастбищными животными; такие растения растут с большей скоростью, нежели те, что обычно не потребляются пастбищными животными. Но извлекают ли они пользу (см. «Поведенческая экология») из того, что их потребляют, это довольно интересный, сложный и противоречивый вопрос.

См. также статьи «Популяция», «Сверху вниз — снизу вверх», «Химическая экология».

РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Некоторые популяции демонстрируют удивительное постоянство численности в течение долгих периодов, численность других же колеблется довольно сильно. Но при этом они не вымирают и не размножаются беспредельно, несмотря на все условия для неограниченного роста. Так как такие случаи постоянно встречаются в природе, можно сделать вывод, что существуют факторы, регулирующие численность популяций.

Регулировать численность популяций можно только посредством отрицательной обратной связи, позволяющей популяции расти при малой плотности и уменьшаться при повышенной плотности. Другими словами, численность популяций регулируется только посредством процессов, зависящих от плотности. Иногда зависимость между размером популяции и плотностью может быть весьма слабо выраженной, «включающейся» только при преодолении некоторого порога; она может действовать с перерывами или постоянно, увеличиваясь с увеличением плотности.

Хотя регулирование численности обязательно связано с факторами, зависящими от плотности, сами по себе они не обязательно ведут к регуляции. Такие факторы могут быть, к примеру, слишком слабыми, чтобы противостоять факторам, не связанным с плотностью популяции.

Не все процессы регуляции поддерживают численность на уровне какой-то одной точки равновесия. Существуют, например, сильные процессы, зависящие от плотности, которые влекут за собой цикличные колебания численности или даже приводят к хаотическим изменениям. Однако в любом случае регулирование поддерживает численность популяции в пределах определенных границ и, что еще более важно, приводит к тому, что при нарушении этих границ численность стремится вернуться в эти пределы.

А как обстоит дело с метапопуляциями? Локальные популяции вымирают довольно часто, так как же можно говорить, что их численность регулируется? В таких случаях говорят, что регуляция происходит на уровне региональной метапопуляции.

См. также статьи «Равновесие», «Равновесие в природе», «Рост популяции», «Факторы, зависящие от плотности», «Хаос».

РЕДКИЕ ВИДЫ

Многие виды являются редкими по своей природе. Таково их свойство. Это вовсе не означает, что им грозит вымирание. Угроза вымирания появляется тогда, когда виды становятся редкими в результате человеческой деятельности.

Существует семь позиций, по которым вид может быть причислен к редким. Для этого виды оценивают по численности местной популяции, географическому распределению и специфичности местообитания. (Все три аспекта непрерывно изменяются — первые два часто связаны между собой, но для простоты можно рассматривать исключающие комбинации.) Таким образом, получается восемь возможных комбинаций; в семи случаях хотя бы по одному из аспектов вид можно причислить к редким. Определение типа «редкости» вида служит первым шагом на пути разработки стратегии по его охране.

Причисление вида к редкому часто зависит от масштаба. Например, некоторые насекомые считаются редкими на Британских островах, но на материке они распространены и даже занимают более разнообразные местообитания. Просто Великобритания — это северная граница их распространения.

Редкость вида имеет и четвертое измерение — время. Популяция может быть относительно постоянной, постепенно уменьшающейся или быстро исчезающей. Международный союз охраны природы (МСОП) при оценке степени угрозы исчезновения теперь учитывает, помимо всего прочего, и скорость вымирания популяции. Например, вид, популяция которого за последние 10 лет или за три поколения сократилась на 80 %, считается «находящимся в критическом состоянии».

Существуют ли признаки, которые способствуют тому, чтобы вид стал редким? Возможно. Но наверняка это слишком общий вопрос, чтобы на него можно было дать конкретный ответ. Что касается некоторых черт (например, способности к расселению), то неясно, являются ли они причиной или следствием того, что вид стал исчезать.

Причины, по каким вид становится редким, различны и индивидуальны; лучше всего исследовать их в каждом конкретном случае отдельно.

См. также статьи «Биологическое разнообразие», «Минимальные размер популяции», «Природоохранная деятельность».

РЕКИ

В реках находится всего лишь 0,0001 % всей воды нашей планеты. Фактически, в любой отрезок времени в атмосфере содержится в десять раз больше воды, чем во всех вместе взятых реках мира.

Однако эти сухие факты ничего не говорят о важности рек в круговороте воды и о том значении, которое они имеют для наземных организмов, в том числе и человека. Вода поступает в реки с суши, ежегодно реки приносят в море более 40 000 км *3* воды.

Реки являются необычными местообитаниями в том смысле, что для них характерно постоянное направление течения воды. Этот поток размывает, переносит и в конечном итоге способствует отложению различных веществ (ежегодно реки мира приносят в моря 15–20 миллиардов тонн отложений). Поток воды и все связанные с ним процессы прямо или косвенно влияют на большинство организмов, обитающих в реках.

Пресноводные местообитания более суровы, чем морские. Из-за их относительно малого размера они подвержены большим температурным перепадам; различные фрагменты мест обитания более удалены друг от друга; они могут высыхать или замерзать. Организмам приходится также тратить усилия на поддержание солевого баланса.

Для того чтобы полностью понять экологию рек, экологам нужно изучать всю область бассейна, из которого реки получают воду, химические и питательные вещества. Например, в маленьких реках, текущих в лесах умеренного пояса, практически нет фотосинтезирующих растений, поскольку им мешает тень деревьев. Следовательно, основную массу питательных веществ в данной экосистеме предоставляют опавшие и разлагающиеся листья. Важно понимать и роль деревьев — они уменьшают количество воды, поступающей в реку; это объясняет, почему после вырубки лесов возможны обширные паводки. Вследствие постоянного направления потока воды и питательных веществ, организмы, обитающие вниз по течению, сильно зависят от того, что происходит выше по течению; отсюда также следует, что сама площадь водосбора играет важную роль в экологии рек.

См. также статью «Озера».

РОСТ ПОПУЛЯЦИИ

В каком-то из изданий было сказано, что если бы человеческая популяция продолжала расти с нынешней скоростью, то через 200 лет огромная масса людей устремилась бы в космос со скоростью света. Этого, конечно, не произойдет; это всего лишь шутка, показывающая, однако, способность популяции к росту.

В идеальных условиях рост популяции определяют два фактора: количество половозрелых индивидов и количество произведенных ими на свет потомков, которые, в свою очередь, также начинают размножаться. Поэтому если количество выживающих особей потомства постоянно, то популяция продолжает расти с еще большей скоростью. Такой рост называется «экспоненциальным»; численность популяции не просто увеличивается, но увеличивается с каждым разом на все большее число особей.

В природе действительно случается экспоненциальный рост популяции, например при освоении видом новых территорий, но такое положение продолжается недолго. В конечном итоге рост популяции либо замедлится и стабилизируется на уровне поддерживающей емкости (размера популяции, который может поддерживаться при данных условиях среды), либо превысит поддерживающую емкость и начнет резко снижаться («бум и крах»), либо произойдет нечто среднее между этими двумя возможностями.

Когда численность популяции достигает определенного уровня, ее рост, как правило, замедляется, так как ресурсов становится недостаточно для поддержания роста, индивиды загрязняют среду, их численность контролируется хищниками и т. д. Процессы, зависящие от плотности популяции, служат сдерживающим фактором, потому что их влияние на популяцию ощущается тем сильнее, чем больше плотность популяции.

Численность людей увеличивается даже не экспоненциально, а с еще большей скоростью — каждые 35 лет она удваивается, что, естественно, не может продлиться бесконечно. Какова же поддерживающая емкость человеческого населения? По разным оценкам она составляет от 10 до 1000 миллиардов человек. Дело осложняется еще и тем, что люди живут все дольше и потребляют все больше ресурсов.

См. также статьи «Популяция», «Регулирование популяции», «Факторы, зависящие от плотности».

САВАННЫ

Тропические саванны покрывают половину площади Африки, располагаясь в двух обширных поясах по разные стороны экватора. Такой тип ландшафта встречается в Австралии, Бразилии и Южной Азии; все это жаркие местности с ярко выраженной сезонностью осадков (в каждом из трех сухих месяцев может выпадать менее 5 см).

Саванны состоят из обширных участков травы с редко разбросанными деревьями. Когда мы представляем саванны (например, Серенгети), в нашем воображении сразу же возникают стада травоядных копытных, мигрирующих с места на место с целью избежать последствий засухи.

Если оставить в стороне климат, то основное влияние на саванну оказывают пожары и пастбищные животные, причем они находятся в сложной взаимосвязи. Оба эти фактора более способствуют произрастанию травы, нежели деревьев, так как меристемы (точки произрастания) травы находятся на уровне земли или под ней и потому легче сохраняются. При отсутствии этих факторов количество деревьев увеличивается. Вместе с тем выщипывание травы сокращает количество топлива, уменьшая пожароопасность и увеличивая число деревьев.

Влияние, которое травоядные животные африканских саванн оказывают на их экологию, было убедительно продемонстрировано при сокращении их численности в результате заражения вирусом чумы рогатого скота от домашних животных. За последние 100 лет эпидемии в несколько раз сократили численность популяций травоядных и давление, которое они оказывали на травы. В результате уменьшилось количество «просветов» в зарослях, где было возможно произрастание семян акации и рост молодых побегов. В местах с низкой пожароопасностью деревья акации имеют приблизительно одинаковый возраст. Там же, где пожары часты, по мере восстановления численности травоядных появились новые побеги и выщипывание сократило частоту пожаров.

Нам еще многое предстоит узнать о саваннах. На первый взгляд они кажутся простым местообитанием, но на самом деле это мозаичные участки с чередующимся доминированием травы и деревьев, что является результатом сложных взаимоотношений между деревьями, травами, климатом, травоядными животными, пожарами и деятельностью человека.

См. также статьи «Биомы», «Луга».

СВЕРХУ ВНИЗ — СНИЗУ ВВЕРХ

Сорок лет назад три эколога задали вопрос: почему мир остается зеленым? Другими словами, почему вся растительность, которая покрывает нашу планету, не съедается травоядными?

Ответ был предложен следующий. Количество травоядных (растительноядных) контролируется их естественными врагами, хищниками и паразитоидами, так что они успевают потребить только некоторую часть (около одной пятой) растительности. Таким образом, численность травоядных ограничивается силами, действующими «сверху вниз», с высшего трофического уровня на нижний. Логично сделать вывод, что на низшем трофическом уровне численность растений не ограничивается травоядными (так как их недостаточно) и растительная биомасса увеличивается до тех пор, пока не заканчивается запас питательных веществ (ограничение «снизу вверх»). Точно так же и количество хищников, питающихся травоядными, ограничивается конкуренцией за ограниченное количество травоядных. Такие же процессы можно выявить на большем или меньшем числе трофических уровней. Довольно логичная концепция, но верна ли она?

Если не говорить о том, что идея трофических уровней является упрощением реальности, можно привести два объяснения, почему мир остается зеленым. Во-первых, многие растения не потребляются, потому что они имеют средства физической и химической защиты; во-вторых, растения — это довольно скудная пища, особенно по содержанию азота.

Силы, действующие сверху вниз в некоторых сообществах, очень важны, что подтверждается феноменом трофического каскада. Однако в общем случае более важными должны быть ограничения, действующие снизу вверх. Если удалить всех хищников из экосистемы, то последствия будут ощутимыми, но не такими серьезными, если удалить все растения — в таком случае экосистема просто прекратит существование. Возникают интересные вопросы: насколько далеко в обоих направлениях пищевой цепи действуют ограничивающие факторы? Насколько связаны между собой недостаток или избыток питательных веществ и хищников?

В настоящее время считается, что противопоставление факторов, действующих сверху вниз и снизу вверх, является чрезмерным упрощением. Обе эти группы играют важную роль в большинстве экосистем, и основным предметом исследований является их взаимодействие в различных системах.

См. также статьи «Первичная продукция», «Растительноядные», «Трофический каскад», «Трофический уровень».

СЕМАНТИКА

Семантика играла важную роль в различных экологических спорах. Например, экология сообществ называлась уникальной областью в науке, поскольку ей недоставало «общепринятого определения сущности (то есть сообщества), с которой она преимущественно имела дело» (Джиллер, Джи, 1987). Противоречие связи между зависимостью от плотности и регулированием популяции было в большой степени решено, когда поняли, что противники спорили о различных концепциях (регулировании популяции и ограничении популяции), которые до того использовались как синонимы.

Экологию часто обвиняют в том, что она использует неточный язык. Говорят, что одной из причин, по которой не существует согласия в области терминологии, является то, что многие экологи «не заботятся о том, что непосредственно их не касается…», предпочитая, подобно Шалтаю-Болтаю Льюиса Кэрролла, «заставлять слова обозначать то, что они хотят» (Макинтош, 1995). Подразумевается, что экологи достаточно ленивы, чтобы узнавать точное значение термина, поэтому используют некоторые слова, не проверяя их изначального значения и не зная точного способа употребления.

Иногда один и тот же термин имеет разные значения. Например, «стабильность» может означать сопротивление переменам, гибкость или постоянство, и пока экологи не выяснят, в каком смысле употребляют это слово, они могут спорить до бесконечности. Например, термин «ниша» имеет многочисленные и совершенно разные значения. Для некоторых экологов «симбиоз» — это то же самое, что и «мутуализм», а для других это два разных понятия. Иногда термин «биологическое разнообразие» включает в себя функционирование экосистемы, а иногда нет.

Следует отдать должное экологам — основная часть проблем с определениями заключается в том, что многие объекты или понятия определить действительно нелегко. Термин «сообщество» остается неопределенным потому, что сами сообщества по своей природе являются неопределенными и нечеткими образованиями. Поэтому, даже если бы все термины и понятия в экологии были четко определены, экологам всегда было бы о чем спорить.

См. также статьи «Гильдии», «Ниша», «Редкие виды», «Симбиоз», «Сообщество», «Хаос».

СИМБИОЗ

Рифтия (Riftia), трубчатый червь длиной около метра, является важным членом сообщества гидротермальных источников, расположенных на срединно-океанических хребтах, в тех местах, где дно океана покрыто трещинами. У рифтии нет ни рта, ни пищеварительной системы. Как же она поддерживает свое существование? Ответ заключается внутри органа, который занимает почти все ее тело. В этом органе находится огромное количество бактерий, которые в качестве источника энергии используют вещества, содержащие серу (большинство «автотрофов», такие, как растения, используют энергию солнечного света посредством процесса фотосинтеза). Эти бактерии и обеспечивают рифтию углеводами; взамен рифтия обеспечивает их углекислым газом, кислородом и сероводородом, то есть веществами, необходимыми для их жизнедеятельности.

Отношение между рифтией и бактериями служит примером симбиоза, при котором два вида находятся в тесном физическом взаимодействии друг с другом. В данном случае бактерии являются эндосимбионтами, поскольку обитают исключительно внутри своего «хозяина». Симбиоз не обязательно должен приносить взаимную пользу (мутуализм). Распространенная форма симбиоза — паразитирование одного организма на другом. Существует тесная связь между паразитическим и мутуалистическим симбиозом. Например, внутри наземных тканей почти всех видов растений находятся грибы, в деревьях их десятки. Многие из этих грибов, которые, как считается, приносят пользу своим хозяевам, первоначально были паразитами и только потом эволюционировали в полезных симбионтов.

Трубчатые черви с фиксирующими энергию бактериями являются аналогом зеленых растений с внутриклеточными органоидами (хлоропластами), которые обеспечивают растения энергией и в которых осуществляется фотосинтез. Причем сходства здесь больше, чем кажется на первый взгляд, так как ученые предполагают, что хлоропласта были когда-то отдельными независимыми бактериями, ставшими впоследствии эндосимбионтами растений. Кроме того, все многоклеточные организмы внутри своих клеток содержат и другие типы «бывших бактерий», например митохондрии (органоиды, которые преобразуют энергию, запасенную в виде углеводов, в энергию, непосредственно потребляемую организмом).

См. также статьи «Коэволюция», «Мутуализм», «Паразитизм».

СЛОЖНОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ СООБЩЕСТВА

До начала 1970-х годов было распространено мнение, что чем выше сложность сообщества, тем выше его стабильность (см. «Равновесие»). Сложность в данном случае, грубо говоря, означает количество видов и степень связи между ними. Прямая связь между сложностью и стабильностью ощущается интуитивно — природные системы действительно кажутся нам довольно сложными — и это интуитивное предположение можно как будто доказать. Ведь чем больше количество видов в сообществе и чем активнее они связаны между собой, тем лучше система «гасит» отрицательные воздействия на нее окружающей среды.

Затем с помощью важных теоретических моделей было доказано, что верно противоположное мнение, то есть чем сложнее сообщества, тем они менее стабильны. Однако модели хороши только до тех пор, пока основываются на более или менее верных предположениях, а предположения, лежавшие в основе данных моделей, были весьма сомнительными. В недавнее время более реалистичные модели сконцентрировались на исследовании «слабых» взаимоотношений между видами. По всей видимости, для стабильности сообщества очень важно, являются ли эти «слабые» взаимоотношения постоянными, что способствует стабилизации, или же переменными, что усиливает нарушения системы. Коснувшись теоретических вопросов, перейдем к практике.

Что мы можем сделать, исходя из всех конфликтующих между собой теорий и практических наблюдений? Связь между сложностью и стабильностью зависит помимо всего прочего от того, каким образом измеряется стабильность, природа нарушений, степень взаимоотношений между видами и изменение этих взаимоотношений. Биолог Мэй, один из влиятельных авторитетов в этом вопросе, недавно сказал следующее: «Поскольку программа исследований продолжает развиваться, она отрицает любые обобщения» (Мэй, 1999). Это высказывание можно отнести к большинству, если не ко всем аспектам экологии сообществ.

См. также статьи «Модели в экологии», «Равновесие», «Трофическая сеть», «Экологическая избыточность».

СООБЩЕСТВО

Сообщество — это совокупность видов, обитающих в определенном месте. Иногда отдельное местообитание имеет вполне определенные границы, как, например, пруд, иногда же нет — в степи одни виды сменяют другие по мере изменения градиента влажности. Конечно, любые границы — это скорее отражение человеческого взгляда на мир, а не экологическая реальность. К примеру, границы пруда и окружающей его суши могут казаться нам вполне реальными и четкими, тогда как для земноводных, водяных насекомых, растений и даже некоторых млекопитающих они могут быть размытыми. Сообщества могут быть совершенно разного размера — от совокупности организмов внутри термитного гнезда до совокупности организмов африканских саванн. Экологи редко изучают сообщество целиком — для этого в нем слишком много видов. В практических целях для исследования обычно выделяют группу нескольких функционально близких видов (гильдия) или группу таксономически близких видов (например, пауки).

Во многом сообщество как нечто физически целое, имеющее границы, — это искусственная конструкция. Сообщества лучше всего представлять как уровни биологической организации. Хотя это и не было сказано в определении, данном выше, самой интересной с экологической точки зрения особенностью сообщества является то, что все виды в нем взаимодействуют (часто не напрямую) друг с другом. Частота и степень связей между видами определяют вид того или иного сообщества, образуя своего рода шкалу. На одном полюсе шкалы находится сообщество, состоящее из коэволюционирующих и в высшей степени взаимодействующих между собой видов, на другом — сообщество почти никак не связанных между собой видов, которые просто обитают в одной и той же среде, поскольку требования к среде у них одинаковы (индивидуалистическая концепция).

Историческая экология доказывает, что виды в сообществах не являются постоянными единицами, по мере смены среды обитания одни виды уходят, другие приходят. Поэтому многие экологи придерживаются мнения, что большинство сообществ все же ближе к индивидуалистическому типу.

См. также статьи «Гильдии», «Межвидовые взаимоотношения», «Обобщения в экологии», «Сообщество: структура», «Сообщество: формирование».

СООБЩЕСТВО: СТРУКТУРА

От каких процессов зависят численность и разнообразие видов в том или ином сообществе? Какие процессы определяют структуру сообщества? До какой степени структура сообщества определяется локальными процессами, происходящими внутри сообщества (взаимоотношения между видами, нарушения), и до какой степени — внешними, происходящими на уровне регионов (выбор местообитания, способность к расселению)?

Очевидно, что число членов сообщества ограничено; не все виды, обитающие в данном регионе, входят в одно и то же сообщество. Войдет ли тот или иной вид в сообщество, зависит от трех факторов, действующих в иерархическом порядке: способности освоить данную территорию, способности выжить в определенных условиях и способности сосуществовать с другими видами.

До недавних пор основное внимание уделялось процессам, происходящим внутри сообщества. Шумные споры между экологами сообществ, проходившие в 1970-х и 1980-х годах, были посвящены относительной важности межвидовой конкуренции, нарушениям и хищничеству как основным силам, определяющим структуру сообщества. Утверждалось, например, что межвидовая конкуренция широко распространена и является основным процессом, от которого зависит построение структуры сообщества. Другие экологи говорили, что очень важную роль играют хищничество и нарушения, удерживающие численность многих видов ниже того барьера, после которого межвидовая конкуренция становится значимой. Обе крайние точки зрения содержали зерно истины: конкуренция, хищничество и нарушения имеют важное значение, но это значение не одинаково в различных сообществах и установить какие — то общие законы довольно трудно.

В последнее время возникли новые толкования структуры сообщества и новые подходы к его изучению, не рассматривающие сообщество как «паутину» взаимоотношений между видами. Теперь основное внимание уделяется количеству (богатству) видов, которое определяется процессами на уровне регионов. Количество видов в некоторых сообществах, по всей видимости, прямо пропорционально количеству доступных в регионе видов, хотя это утверждение требует дополнительных доказательств.

См. также статьи «Сообщество», «Сообщество: формирование», «Сукцессия».

СООБЩЕСТВО: ФОРМИРОВАНИЕ

Как из всех присутствующих в данном географическом регионе видов формируется сообщество? Является ли сообщество просто «сборищем» всех возможных для данного типа местности видов или его образование подчиняется каким-то правилам комбинации видов? Лучше ли защищены от прихода «новичков» богатые видами сообщества? Какое влияние оказывает порядок, в каком прибывают новые виды?

Многие экологи считают, что совокупность видов в данной местности — это просто потенциальный источник колонистов. Поскольку она была создана длительными эволюционными и геологическими процессами, то есть вымиранием, специализацией, дрейфом материков, то она не влияет непосредственно на формирование сообществ.

Реальный состав видов внутри сообщества является результатом различных процессов (ограничений), происходящих на относительно небольшой пространственной и временной шкале. Они действуют как ряд фильтров, отбирающих одни виды и препятствующих появлению других. Первый фильтр — это способность вида прибыть на новую территорию, что определяется расстоянием от первоначальной области расселения, временем и способностью к расселению. После того как вид достиг новой территории, он должен приспособиться к условиям окружающей среды и найти условия сосуществования с другими видами сообщества.

Трудность изучения процесса формирования сообществ заключается в том, что это во многом уже свершившийся факт. В качестве альтернативного метода изучения было предложено проведение лабораторных экспериментов. Таким образом можно, например, определять, воздействует ли очередность прибытия видов на процесс формирования сообщества (очевидно, воздействует).

Человечество непрерывно изменяет природу фильтров, увеличивая и уменьшая количество видов в различных регионах и сообществах, изменяя климат, условия окружающей среды, фрагментируя места обитания, что влияет на расселение. Сообщества все чаще распадаются и формируются заново, что может привести к непредсказуемым последствиям.

См. также статьи «Масштаб в экологии», «Сообщество».

СООБЩЕСТВО: ЧЕРЕДОВАНИЕ СТАБИЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ

В последние годы увеличилось число случаев «цветения» озер — усиленного размножения в них водорослей. Причиной такого «цветения» служит повышение в них концентрации биогенных элементов, главным образом азота и фосфора. Такой процесс носит название «эвтрофикация». Эвтрофикация может привести к обеднению экологической системы, так как многочисленные водоросли потребляют много кислорода, что приводит к вымиранию других видов.

Сначала предполагали, что экосистема водоема восстановится, если предотвратить поступление в него избытка фосфора. Но в случае с многими мелкими водоемами такой метод не оправдал себя. В таких условиях сообщества могут иметь два вида стабильного состояния. В нормальном состоянии доминирует популяция здоровых растений. Даже при некотором повышении уровня фосфатов распространение водорослей задерживается вследствие нескольких механизмов «буферизации», таких, как поедание их зоопланктоном (в данном случае крохотными ракообразными). Такое состояние потому и называется стабильным, что оно устойчиво к изменениям.

Но если действуют процессы стабилизации, то как же все-таки начинается эвтрофикация озер, приводящая к состоянию доминирования водорослей? Оказывается, потрясение экосистемы, например уничтожение зоопланктона пестицидами, провоцирует смену одного состояния другим. Второе состояние, при котором доминируют водоросли, также является стабильным. Они вытесняют растения, и зоопланктону становится негде прятаться от хищников, поэтому ничто уже не сокращает численность водорослей. Если действие фактора, приведшего к изменению состояния, уменьшается или прекращается, то система не возвращается в прежнее состояние — она перешла некоторый необратимый рубеж. В этом и заключается концепция чередования стабильных состояний сообщества.

Другой пример такого чередования — экосистема Серенгети — Мара. Здесь огонь может превратить леса в равнины, стабильное существование которых поддерживается дикими пастбищными животными, ощипывающими молодые побеги. Если же среди травоядных распространится эпидемия, то молодые побеги получат возможность вырасти до взрослых деревьев, те дадут семена и восстановится лесная экосистема.

См. также статьи «Сообщество», «Трофический каскад».

СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ

Как конкурирующие виды могут существовать на одной территории? Почему более сильные не вытесняют слабых? Существуют два различных итога конкуренции между двумя видами: либо один полностью вытесняет другой («конкурентное исключение»), либо они сосуществуют. Иногда два процесса происходят параллельно, хотя и в разной пространственной шкале. Один вид мух, питающихся падалью, может вытеснить другой за время разложения трупа мыши, но в масштабах местности они могут сосуществовать, если более слабый соперник обладает лучшей способностью к расселению. Два вида казарок могут сосуществовать на одном и том же скалистом берегу, хотя один вид вытеснил другой с более пологого берега.

Оценивая стабильность сосуществования видов, нужно иметь в виду, что конкурентоспособность вида может находиться в обратно пропорциональной зависимости от его относительной численности: чем она выше, тем сильнее вид подвержен внутривидовой (а не межвидовой) конкуренции.

Одно время экологи считали разделение ресурсов основным механизмом сосуществования видов (см. «Разделение ресурсов»), но позже были предложены другие механизмы. Действие хищников или нарушений может поддерживать некоторые виды на таком уровне, при котором конкуренция незначительна, либо действие их уменьшает численность более сильного соперника (см. «Нарушения», «Сосуществование видов при посредстве хищника»).

Иногда процесс конкурентного исключения останавливается или поворачивается вспять из-за достаточно частых изменений окружающей среды. Такое объяснение предлагается в качестве ответа на так называемый «парадокс планктона» (разнообразнейшие виды планктонных организмов сосуществуют в очевидно однородной среде, и все они потребляют одни и те же питательные вещества, запасы которых ограничены).

Во фрагментированных местах обитания сосуществование может поддерживаться различными средствами. Например, в случае если сильный конкурент имеет неравномерное распределение и оставляет незанятые участки для слабого конкурента. А также следует принимать во внимание возможность, что сосуществующие виды просто подвергаются процессу очень длительного конкурентного исключения.

См. также статьи «Вытеснение признака», «Межвидовая конкуренция», «Нарушения», «Ниша», «Разделение ресурсов»,

«Сосуществование видов при посредстве хищника».

СОСУЩЕСТВОВАНИЕ ВИДОВ ПРИ ПОСРЕДСТВЕ ХИЩНИКА

Овцы и другие пастбищные животные играют важную роль в контроле над охраняемыми лугами. При условии надлежащей плотности в нужное время года их популяция выщипывает излишки доминирующих видов трав и дает возможность выжить менее конкурентоспособным видам, тем самым поддерживая или даже увеличивая разнообразие. Таково сосуществование видов при посредстве хищника. Наиболее известный пример такого сосуществования связан с очень интересным хищником, морской звездой Pisaster, обитающей вдоль скалистых побережий. Термин «хищник» используется здесь в широком смысле и подразумевает в том числе паразитов, паразитоидов и травоядных.

Известно два способа, какими хищник может обеспечить сосуществование конкурирующих видов в тех условиях, при которых один вид неминуемо должен был бы вытеснить другой. Хищник потребляет предпочтительно (или исключительно) более сильного конкурента или не имеет особых предпочтений, но вследствие распространенности доминирующего вида потребляет его в большей степени. Когда какой-то вид становится доминирующим, хищник переключается на него. В любом из этих случаев хищник косвенным образом способствует увеличению шансов на выживание у менее конкурентоспособного или более редкого вида. Реализуется ли такая возможность, зависит от степени предпочтения, демонстрируемой хищником, и от интенсивности его охоты. Слишком большое давление со стороны хищников скорее приведет к исчезновению обоих видов-жертв, чем к их сосуществованию. И наоборот, если предпочтение выражено слабо или давление со стороны хищников невелико, то этого может быть недостаточно для того, чтобы контролировать доминирующий вид.

При этом следует учитывать еще один важный фактор — признаки видов-жертв. Растения, например, по-разному реагируют на выщипывание и имеют различные приспособления, защищающие их от травоядных. При определенных условиях посредничество хищника может стать механизмом для поддержания сосуществования конкурирующих видов. Таким образом, хищники играют ключевую роль в поддержании видового разнообразия.

См. также статьи «Ключевые виды», «Косвенные воздействия», «Нарушения», «Хищничество».

СРЕДИЗЕМНОМОРСКИЕКУСТАРНИКИ

Средиземноморские кустарники (заросли кустарников) встречаются на западных побережьях материков на широте 30–40. К данному типу биомов принадлежат бассейн Средиземного моря, калифорнийский «чапараль» и южноафриканский «финбос».

Климат этих биомов характеризуется мягкой зимой с дождями и засухой в летнее время года. Летние пожары играют решающую роль в экологии средиземноморских кустарников.

Для того чтобы приспособиться к засухе, многие растения выработали неглубокую и широкую корневую сеть с глубоким центральным корнем, который может иметь несколько десятков метров в длину, достигая иногда коренной породы. Преобладают вечнозеленые кустарники с глянцевитыми кутикулами, удерживающими воду; переплетающиеся ветви этих кустарников образуют непроходимые заросли. В таких условиях семенам и молодым побегам трудно прорасти, если только где-нибудь не образуется открытое пространство. Тут — то и приходит на помощь огонь — он не только обогащает почву питательными веществами, но и создает открытые участки.

Многие растения имеют либо хранилища семян, которые находятся в спящем состоянии до тех пор, пока их прорастание не стимулирует дым или тепло, либо огнестойкие корни, которые быстро дают новые побеги после пожаров. Некоторые растения настолько зависят от огня, что было выдвинуто предположение об эволюционном развитии этих видов в сторону повышения воспламеняемости; иными словами, они увеличивают вероятность возникновения пожаров. В число признаков, от которых это зависит, входят густые переплетения тонких и сухих веток, свисающие со стволов куски коры и высокое содержание легких масел в листьях. Появление всех этих черт можно объяснить и другими факторами, поэтому данная гипотеза находится в стадии обсуждения.

Зачем же растение эволюционировало так, что ему нужно сгорать, особенно если в результате пожара оно погибает? Один из ответов состоит в том, что при определенных условиях растения-«факелы» выигрывают от того, что огонь уничтожает другие растения, освобождая место и предоставляя питательные вещества для их потомства, ждущего до поры до времени в хранилищах семян.

См. также статью «Пожары».

СТРАТЕГИИЖИЗНЕННОГОЦИКЛА

Каждый организм за время своей жизни потребляет некое ограниченное количество энергии и питательных веществ, так что важным становится распределение ресурсов на протяжении жизненного цикла. Например, воспроизводство (размножение организмов) связано с определенными затратами. Энергию, направленную на воспроизводство, нельзя одновременно направить на какие — то другие цели. Цена воспроизводства уменьшает скорость роста или степень выживаемости. Иногда индивиды откладывают воспроизводство на более поздний срок и используют ресурсы для роста. В лесу, например, деревьям, для того чтобы выжить, важно достичь уровня древесного полога и солнечного света; они используют все ресурсы для роста и только после достижения определенной высоты приступают к размножению.

Жизненный цикл организма — это схема его роста и воспроизводства на протяжении всей жизни. В большинстве мест обитания не существует оптимальных стратегий жизненного цикла, лучшая стратегия при этом та, которая увеличивает приспособленность организма (см. «Поведенческая экология») в рамках, установленных эволюционной историей и действиями индивидов того же и других видов.

Некоторые виды завершают жизненный цикл за один год, другие живут и повторно размножаются на протяжении нескольких лет, а есть виды, которые живут довольно долго, размножаются лишь один раз и умирают. Одни виды дают многочисленное потомство, другие рождают нескольких особей, за которыми ухаживают. Хотя стратегии сильно отличаются между собой, все они работают более или менее эффективно при определенных условиях. Для экологии важно выяснить эти условия и характер взаимоотношения с окружающей средой.

В непредсказуемых или относительно молодых местообитаниях доминируют преимущественно сорняковые виды с высокой способностью к размножению и расселению. Эти виды могут быстро найти приемлемые для них условия, размножиться и покинуть местообитание перед тем, как оно изменится или исчезнет. Однако такие виды, как правило, обладают плохой конкурентоспособностью по сравнению с длительно развивающимися и хорошо приспособленными видами, которые в конечном итоге занимают их место. Поскольку новые местообитания создаются довольно часто, то эффективными являются обе крайности.

См. также статьи «Жизненные формы», «Сосуществование видов».

СУКЦЕССИЯ

Экологическая сукцессия — это одно из центральных понятий в экологии. Сукцессия в широком смысле определяется как смена одного сообщества другим в результате нарушений, произошедших на данном участке местности. Поскольку сукцессия может происходить на протяжении столетий, то для ее изучения довольно трудно проводить экспериментальные исследования. Поэтому экологи часто подменяют время пространством: участки различного возраста рассматриваются как различные стадии временного развития одного и того же участка, что не всегда бывает верно.

Сукцессия — это сложный процесс, в котором задействованы многие факторы, но тем не менее главная его особенность — восстановление участков после нарушений. Из множества частных типов сукцессий можно выделить некоторые общие закономерности, основанные на размещении и обмене ресурсами внутри видов (см. «Стратегии жизненного цикла»). На ранних стадиях, как правило, доминируют виды с хорошей способностью к размножению и расселению. Но обычно они не очень способные конкуренты, и в конечном итоге их сменяют более приспособленные виды. В процессе сукцессии появляются виды, которые растут медленно, живут долго, более устойчивы к тени и плохо расселяются.

Хотя теоретически для объяснения сукцессии достаточно только различий в жизненном цикле, взаимоотношения между видами также играют в ней определенную роль — по крайней мере воздействуют на скорость процесса. Виды, распространившиеся первыми, оказывают различное влияние на вновь прибывших: они могут задерживать их распространение, ускорять его либо вовсе не оказывать никакого воздействия.

Знать принципы процесса сукцессии экологам важно для того, чтобы восстанавливать постиндустриальные ландшафты и сохранять местообитания, находящиеся на ранней или средней стадии сукцессии.

См. также статьи «Межвидовые взаимоотношения», «Нарушения», «Стратегии жизненного цикла», «Сукцессия вторичная», «Сукцессия первичная».

СУКЦЕССИЯ ВТОРИЧНАЯ

Процесс вторичной сукцессии происходит в тех местах, где растительность была ликвидирована, но почва осталась практически нетронутой. Объяснение, предложенное в качестве определения вторичной сукцессии, простое: она зависит от изначального состава флоры данной местности. При таком сценарии сукцессия — это просто последовательность произрастания различных видов, имеющихся в почве в виде семян или клубней, но обладающих разной скоростью роста. Поэтому в лесных регионах сообщество рано или поздно опять превращается в лес, деревьям требуется долгое время для роста.

Таким образом, процесс колонизации, по всей видимости, играет во вторичной сукцессии не такую важную роль, как в первичной. К тому же, поскольку почва уже подготовлена, для вторичных сукцессий менее важна и «помощь» одних видов другим.

На скорость растительной сукцессии могут оказывать влияние травоядные животные. Например, кролики, выщипывающие траву, задерживают превращение луга в заросли кустарников, хотя имеются примеры, когда свойственные данной местности травоядные ускоряют скорость сукцессии.

Существует ли единственное «климаксное[7] сообщество» для данного региона? Нет. Если предположить, что климаксные сообщества существуют (что некоторые экологи опровергают), то их может быть несколько для данного региона, в зависимости от местных условий, таких, как состояние почвы и частота нарушений. Например, внутри общего типа сукцессии от озер к камышовым болотам и от них к суше существует множество вариантов. Анализ пыльцы свидетельствует о том, что иногда сукцессия, как кажется, идет в «неправильном» направлении, завися от доминирующих условий среды. Сухое лесное сообщество, например, довольно часто возвращается снова на стадию более влажного сообщества мха сфагнума.

Прекращается ли когда-либо сукцессия? Нет, она всего лишь замедляется, когда на данном участке местности появляются долгоживущие виды, такие, как деревья. Даже в относительно стабильных лесах местные нарушения создают «пробелы», и процесс сукцессии начинается сначала. Сукцессия происходит также в большом временном масштабе: растительность Северного полушария до сих пор восстанавливается после нарушений ледникового периода.

См. также статьи «Нарушения», «Пожары», «Сукцессия»,

«Сукцессия первичная».

СУКЦЕССИЯ ПЕРВИЧНАЯ

Извержение вулкана Сент-Хеленс в американском штате Вашингтон в 1980 году погубило буквально все на территории в несколько квадратных километров. Оно растопило соседние ледники, превратив реки в бурные грязевые потоки; пепел, извергнутый из кратера, покрыл треть территории штата слоем в 4 см; в радиусе. 20 км были сломаны или вырваны с корнем все деревья. Такое грандиозное нарушение превратило большую часть штата в безжизненную пустошь: не осталось ни животных, ни растений, ни даже почвы. Однако вскоре на это место начали прибывать организмы и начался процесс первичной сукцессии.

На ранних стадиях первичной сукцессии важны факторы, влияющие на колонизацию, такие, как близость источников семян. Основная проблема, с которой приходится сталкиваться вновь прибывшим растениям, — отсутствие питательных веществ в почве или отсутствие самой почвы. Первыми поселенцами становятся лишайники, которые могут разрушать каменную породу физическими и химическими средствами, способствуя образованию почвы. Некоторые виды могут выживать в среде, бедной питательными веществами, поскольку имеют в корнях симбиотические бактерии; эти бактерии «фиксируют» атмосферный азот, делая его пригодным для использования растениями.

На тихих пляжах по всему миру маленькие растения, устойчивые к соленому воздуху и к сухости, покрываются приносимым ветром песком. Эти растения важны тем, что они привносят в почву органические и питательные вещества, а также повышают ее способность удерживать влагу. Сукцессия ускоряется с появлением таких видов, как песколюб (песчаный тростник). Его протяженная корневая система связывает песок дюн и улучшает почву, позволяя выжить и другим видам. Иными словами, песколюб помогает (хотя и не в ущерб себе) распространению новых видов. Такие виды «помощи» характерны для первичной сукцессии.

Проложив дорогу другим видам, песколюб ими же и вытесняется. Недавние исследования показали, что вещества, выделяемые позднее прибывшими видами, могут играть важную роль в ликвидации растений ранней стадии сукцессии, таких, как песчаный тростник. Условия становятся благоприятными для появления многочисленных новых видов, и образуется луговое сообщество.

См. также статьи «Сукцессия», «Сукцессия вторичная».

ТРОПИЧЕСКИЕ ДОЖДЕВЫЕ ЛЕСА

Попав первый раз в жизни в тропический дождевой лес, можно разочароваться. Под густым покровом высоких деревьев довольно сумрачно и неинтересно. Там мало подлеска и потому необязательно «продираться сквозь джунгли с топором в руке».

Не так просто разглядеть и животных: большинство из них обитают в верхних ярусах, где много листьев и плодов. Трудно поверить, что это самое богатое по количеству видов местообитание на планете, в котором встречается около 40 % всех видов растений с десятками (иногда и сотнями) видов деревьев на гектар.

Тропические леса произрастают на теплых и влажных равнинах, в пределах 10° от экватора в Бразилии, Центральной Африке и Юго-Восточной Азии. Почти каждый день после полудня там выпадают обильные дожди, и потому ежегодный уровень осадков превышает два метра. Очень старые почвы содержат мало питательных веществ, но поскольку тропические леса весьма эффективно перерабатывают эти вещества, их достаточно для того, чтобы поддерживать самое продуктивное местообитание в мире.

Постоянно опадающие листья быстро разлагаются в теплом и влажном климате, возвращая питательные вещества в почву. Корни быстро поглощают эти питательные вещества до того, как дождь их смоет. Эффективному круговороту питательных веществ способствуют два фактора: во-первых, большинство корней покрыто микоризой (симбиотической грибницей), которая усиливает поглощение питательных веществ; во — вторых, большинство корней концентрируется в верхнем 20-сантиметровом слое почвы, что опять-таки увеличивает возможность поглощения. Высокие деревья с неглубокой и широкой корневой системой имеют своеобразные подпорки, которые, словно канаты, удерживают стволы; они также помогают направлять воду и питательные вещества от ствола к корням.

Если использовать эту местность в сельскохозяйственных целях методом «подсечно-огневого земледелия», то культурные растения не будут также эффективно участвовать в круговороте питательных веществ; кроме того, когда собирают урожай, изрядная доля питательных веществ выходит из системы. Так что всего через пару лет, когда почва обеднеет и не сможет давать богатый урожай, фермерам придется перейти на новые земли, очищая их от лесов.

См. также статьи «Глобальное изменение окружающей среды»,

«Градиент широтного разнообразия», «Мутуализм».

ТРОФИЧЕСКАЯ СЕТЬ

Пожалуй, одним из наиболее известных экологических понятий является «пищевая (трофическая) цепь» — передача энергии от одних организмов другим по цепочке, причем находящиеся «выше» в этой цепи поедают тех, кто находится «ниже», то есть растительноядные питаются растениями, их, в свою очередь, поедают хищники, а этих хищников поедают более крупные хищники. Однако такая упрощенная модель не передает всего многообразия пищевых связей многих реальных сообществ, в которых некоторые виды питаются различными видами растений и животных и на них также охотятся различные виды. Пищевые взаимоотношения между видами внутри сообщества можно рассматривать как своеобразную сложную «паутину» пищевых связей. Такая модель называется трофической паутиной или сетью. На схеме виды можно изобразить в виде точек, а пищевые связи — в виде стрелочек, показывающих, кто кем питается. Хотя такие схемы и не передают многообразия непищевых связей, модель трофической паутины оказывается полезной при обобщении многих аспектов структуры сообщества.

Существуют три основных вида трофических сетей. В первом указаны только пищевые связи между видами, без указаний на частоту или интенсивность этих связей. Второй вид дает указания на количество энергии, передаваемой от одного вида другому (это может выражаться в толщине линий). В третьем показаны наиболее важные взаимоотношения с точки зрения воздействия на структуру сообщества (измеряемые согласно тому, как они воздействуют на численность видов).

Составлено довольно много схем трофических сетей, в процессе их изучения выявлены основные образцы, выдвинуты многочисленные теории. Однако в настоящее время многие экологи полагают, что некоторые из этих образцов являются отражением несовершенства данных, на которых они основаны. К примеру, некоторые схемы, по всей видимости, изменяются в зависимости от того, сколько представителей сообщества было взято для исследования и каким образом были сгруппированы виды (в практических целях), представляющие одно звено трофической сети.

См. также статьи «Сообщество», «Сообщество: структура», «Трофический каскад», «Трофический уровень», «Экологическая энергетика».

ТРОФИЧЕСКИЙ КАСКАД

Морские выдры едят морских ежей, а те, в свою очередь, едят бурые водоросли. Но когда охота на морских выдр привела к почти полному их исчезновению, бурым водорослям тоже пришлось несладко, так как ничто не ограничивало рост морских ежей. В результате численность бурых водорослей сократилась, а в некоторых районах они и вовсе исчезли вместе с видами, которые от них зависели. Это явление называется трофическим каскадом.

Когда после запрещения охоты на выдр их численность начала восстанавливаться, то бурые водоросли также начали возвращаться на прежние места обитания. Однако в последнее время, согласно некоторым наблюдениям, интенсивный отлов рыбы привел к сокращению тюленей и морских львов, излюбленной добычи касаток. Касатки стали охотиться на выдр, популяция которых опять начала сокращаться.

Трофические каскады являются разновидностью косвенного мутуализма. Согласно более формальному определению, это «взаимное влияние типа хищник — жертва, которое приводит к изменению плотности, биомассы или продуктивности популяции, сообщества или трофического уровня по более чем одной линии пищевой сети» (Пейс и др., 1999).

Изучение трофических каскадов имеет важное практическое значение. Этот принцип был применен, например, при восстановлении мелких эвтрофированных водоемов. Эти водоемы страдали от «цветения» водорослей, вызванного чрезмерным поступлением в них питательных веществ. Эвтрофикация оказала серьезное воздействие на все сообщество и привела к исключению многих видов. Один из способов восстановления эвтрофированных водоемов (в сочетании с сокращением поступления питательных веществ) состоит в том, чтобы удалить из них рыб, питающихся зоопланктоном, который, в свою очередь, питается водорослями. Либо внедрить вид рыб, который охотится на тех рыб, что питаются зоопланктоном. В любом случае повысится количество зоопланктона и это поможет контролировать численность водорослей.

Наконец, принцип трофического каскада предсказывает, каковы будут последствия чрезмерной эксплуатации морских рыбных ресурсов (в основном хищных рыб). Количество морских хищников сократится, и увеличится численность популяций их жертв — нам придется ловить уже их.

См. также статьи «Ключевые виды», «Косвенные воздействия»,

«Мутуализм», «Сверху вниз — снизу вверх», «Сообщество: чередование стабильные состояний», «Трофическая сеть», «Трофический уровень».

ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

Распределение организмов по широким категориальным группам — трофическим уровням, — основанное на их положении в «пищевой цепи», было предложено как полезное упрощение при анализе структуры и функционирования экосистемы с точки зрения энергетического потока.

На нижнем уровне пищевой цепи находятся продуценты, то есть производители органического вещества (в основном растения), которых поедают растительноядные (первичные консументы, или потребители), а их, в свою очередь, поедают хищники (консументы второго порядка). На небольших хищников охотятся большие хищники (консументы третьего порядка) и так далее. Если рассматривать этот процесс с точки зрения биомассы, то трофические уровни настраиваются один на другой как кирпичики «Лего», пропорционально количеству представленной биомассы. В результате получаем пирамиду, в основании которой лежат первичные производители. Иногда пирамида бывает перевернутой, когда широко представленные растительноядные как бы давят своей массой на небогатый уровень первичных производителей; в таком случае создается впечатление, что биомасса производителей меньше уровня, достаточного для поддержания биомассы травоядных. В какой-то конкретный момент времени это может оказаться действительно так, но помимо статики нужно принимать во внимание и динамику системы. Производители могут размножаться с очень большой скоростью и наращивать биомассу гораздо быстрее, чем потребители, просто они и потребляются с очень большой скоростью. Если трофические уровни рассматривать с точки зрения поступления энергии, то из-за неэффективности ее передачи с одного уровня на другой форма пищевых отношений должна всегда принимать форму пирамиды (см. «Экологическая энергетика»).

Концепцию трофических уровней подвергали критике. Может, это всего лишь констатация очевидного факта, выраженная научным языком? Может, она слишком широка для того, чтобы оказаться полезной при исследованиях? Где в этих пирамидах место всеядных и организмов, питающихся падалью (редуцентов)? Как быть с хищными растениями? Взрослая шотландская куропатка поедает молодые побеги вереска, а ее птенцы питаются насекомыми — получается, что один и тот же вид располагается на разных трофических уровнях. Из-за этих трудностей некоторые экологи считают, что идея трофических

уровней ни на что не пригодна и ее следует отбросить как ненужную. Они говорят, что поток энергии и ее трансформацию в экосистемах гораздо лучше изучать при помощи схемы «сети трофических отношений».

См. также статьи «Первичная продукция», «Трофическая сеть», «Экологическая энергетика», «Экосистема».

ТУНДРА

В приполярных областях, где полгода не заходит солнце, а следующие полгода стоит долгая ночь, тема погоды явно не служит интересным началом разговора. В тундре — безлесных районах, протянувшихся к северу от тайги, — температура почти всегда не превышает точку замерзания воды и даже во время короткого лета поднимается в среднем до +5 °С. В более высоких широтах воздух слишком холодный, чтобы удерживать много влаги, так что даже снег там идет нечасто, но если идет, то это продолжается довольно долго. Большую часть года тундра испытывает недостаток воды: вода присутствует либо в виде снега, либо в виде подземного льда, а иссушающие ветры уменьшают и без того малое количество жидкой воды. С этой точки зрения тундру можно назвать холодной пустыней.

В метре ниже поверхности находится слой вечной мерзлоты. Он препятствует впитыванию влаги, и даже когда летом верхний слой почвы подтаивает, вода не проникает вглубь, образуя лужи и мелкие озера. В холодной заболоченной местности скорость разложения биомассы невелика и слой полуразложившегося органического вещества покрывает землю, накапливаясь в виде торфа. Поэтому для растений там мало питательных веществ, особенно азота. Растения тундры невысоки, что позволяет им лучше защищаться от суровой зимы под толстым слоем снега. В ландшафте доминируют луговник, растущий на кочках, и осока; на чуть более теплых участках встречаются мелкие кустарники. Листья и стебли некоторых арктических растений имеют привлекательный багровый цвет, помогающий им согреваться; благодаря этому они поглощают достаточно энергии для роста, даже находясь еще под снегом. Однолетние растения редки, вегетационный период слишком короток, чтобы они успели завершить свой жизненный цикл. В более холодных районах встречаются только мхи и лишайники; они могут выдерживать снежный покров, не сходящий несколько лет подряд.

В тундре размножается около 100 видов птиц, но большинство из них зимой улетают на юг. Среди млекопитающих характерны мелкие грызуны, а также более крупные северные олени и овцебыки.

См. также статью «Хвойные леса (тайга)».

ФАКТОРЫ, ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ПЛОТНОСТИ

Исследования, проведенные в американских тюрьмах в 1970 — х годах, показали, что чем больше количество людей, содержащихся в одной камере, тем чаще совершаются правонарушения и выше уровень смертности. Следовательно, уровень нарушений в поведении и смертность напрямую зависят от плотности, то есть от количества индивидов, обитающих в данной местности, на данной территории, в определенном месте обитания. Собрано много примеров того, как повышенная плотность популяции приводит к увеличению уровня смертности, причем главный удар приходится по молодняку. Например, когда на острове Рам (Великобритания) обитало меньше 80 самок оленей, смертность среди молодых самцов приближалась к нулю; когда же число взрослых самок превысило 160, смертность достигла более 60 %.

Нечто подобное (только в обратной пропорции) происходит и с рождаемостью. Чем больше птиц в данной местности, тем в среднем меньше яиц откладывает каждая самка. С плотностью популяции связаны и процессы миграции. Так, когда численность популяции увеличивается, наряду со смертностью увеличивается эмиграция, а рождаемость и/или иммиграция уменьшаются. В число биотических (вызываемых действием живых организмов) факторов, связанных с плотностью популяции, входят хищничество, паразитизм, внутри — и межвидовая конкуренция.

Некоторые факторы, оказывающие влияние на рождаемость и смертность, по-видимому, не связаны с плотностью популяции. Например, заморозок может погубить 10 насекомых из 100 или 50 из 500. Хотя абсолютное количество насекомых и различно в разных популяциях, их смертность в процентном отношении одинакова. Таким образом, заморозки и другие абиотические факторы являются независимыми от плотности популяции.

Значение факторов, зависящих от плотности популяции, состоит в том, что только они могут удерживать численность популяции в определенных границах (то есть контролировать размер популяции). Они действуют как своеобразные «тормоза», замедляющие прирост популяции, когда ее плотность повышается.

См. также статьи «Внутривидовая конкуренция», «Популяция», «Равновесие», «Регулирование численности популяции».

ФРАГМЕНТАЦИЯ

Большинство местообитаний (если не все) являются до некоторой степени фрагментированными, будь то острова в море или грибы в лесу. Фрагментированная среда состоит из нескольких участков местообитаний, которые отличаются от окружающей местности. Паразиты — это одна из групп организмов, живущих во фрагментированной среде, отдельные хозяева служат для них фрагментами местообитания.

Степень фрагментации местообитания определяется размером и подвижностью исследуемых видов. Даже если местообитание не фрагментировано внешне, организмы часто демонстрируют так называемую дистрибутивную фрагментацию, когда они собираются группами в одном месте. Понятие о фрагментации среды обитания доминирует в современных экологических концепциях. Например, представление о динамике метапопуляций основано на концепции фрагментированных местообитаний с ограниченной миграцией между ними. С этой точки зрения явно стабильные сообщества (такие, как леса) рассматриваются как мозаичные, состоящие из многих отдельных кусков, находящихся на разной стадии восстановления после нарушения.

Сосуществование конкурирующих видов и отношения типа «хищник — жертва» часто усиливаются во фрагментированных местообитаниях, поскольку более слабые конкуренты или жертвы получают определенные преимущества. Классическим примером служит эксперимент (некогда опередивший свое время), в котором были задействованы два вида клещей, несколько апельсинов, резиновые мячи и банка вазелина. В относительно однородной среде (апельсины, расположенные близко друг к другу) хищники вскоре находили и поедали всю добычу, а затем умирали голодной смертью. Однако, если среду делали фрагментированной, перемежая апельсины резиновыми мячами, и затрудняли пути хищникам, создавая вазелиновые барьеры, хищники и жертвы вполне сносно сосуществовали. Жертвы находили относительно безопасные места. В любой отдельный промежуток времени система состояла из свободных участков, участков, занятых видом-жертвой, и участков, в которых хищники ловили жертв.

См. также статьи «Металопуляция», «Расселение», «Сосуществование видов».

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ГРУППЫ

Основное внимание в экологических исследованиях до недавних пор уделяли видам, при этом основной упор делался на уникальность каждого отдельного вида. При альтернативном подходе, например при изучении функциональных групп, основное внимание уделяется сходству неродственных видов, которые имеют общие структурные или экологические характеристики. Так, состав разнообразных видов водорослей в коралловых рифах меняется год от года непредсказуемым образом, но всех их можно отнести к одной функциональной группе. В таком случае многие закономерности становятся более заметными.

Функциональный подход в экологии старается свести сложный состав экосистемы к экологически значимым единицам, которыми легче оперировать. Такой подход оказывается особенно полезным для сравнения сообществ в различных географических регионах либо разделенных значительным промежутком времени, так как, хотя виды, выполняющие в этих сообществах определенные роли, и являются разными, их функция остается одной и той же.

Не существует единой схемы, на основании которой выделяют функциональные группы: они могут быть основаны на внешнем виде взрослых особей, на сходстве жизненного цикла, на функциональной роли (как, например, редуценты, потребляющие органические остатки) либо на сходстве реакции на факторы внешней среды (например, засухи). Определяющей здесь является черта, наиболее важная для конкретной ситуации. Иногда полезно объединить виды в одну группу исходя из их формы и размера, например деревья, кустарники, травы. В другом случае важными могут оказаться признаки жизненного цикла (сезонность, размер и число семян и т. д.).

Функциональные группы похожи на гильдии тем, что виды в них группируются по функциональному сходству, а не по таксономическому родству. Отличаются они от гильдий в основном тем, что последние группируются, как правило, исходя из потребления общих ресурсов, хотя иногда оба этих термина используются как синонимы.

См. также статьи «Гильдии», «Сообщество: структура», «Экологическая избыточность».

ХАОС

Понятие хаоса, или беспорядка, называют одним из наиболее важных достижений науки XX века. Связанные с хаосом явления, такие, как «странные аттракторы» или «фрактальная размерность», коренным образом изменили взгляд ученых на природу Вселенной.

Казалось бы, если система детерминирована, то есть не содержит случайных элементов, то нетрудно предсказать ее состояние в тот или иной момент времени. Но это не совсем так. Доказано, что даже простые, абсолютно детерминированные процессы могут привести к весьма сложным, кажущимся случайными флуктуациям. Это называется детерминированным хаосом.

Основная черта хаоса — детерминированного или какого-либо иного — это крайняя «чувствительность к начальным условиям»; иными словами, самые незначительные различия в начальных условиях увеличиваются со все большей скоростью, приводя к совершенно разным линиям развития. Это значит, что, хотя хаотические системы и являются предсказуемыми в течение короткого периода времени (как, например, погода), они становятся все более непредсказуемыми на увеличивающихся отрезках времени (в отличие от совершенно случайных систем, которые одинаково непредсказуемы на любых отрезках времени).

В случае простой модели зависимости роста популяции от численности по мере увеличения числа выжившего потомства, производимого каждым индивидом, поведение популяции меняется от стабильного равновесия до периодических циклов, а затем, при очень высоких показателях роста, переходит в состояние хаоса. Но даже и тогда размер популяции остается ограниченным (стабильным) — он не продолжает расти до бесконечности или не уменьшается до нуля, — хотя внутри этих границ поведение популяции в большой степени непредсказуемо.

Динамику хаоса изучали в упрощенных лабораторных условиях на примере одного вида. Но какую роль детерминированный хаос играет в высшей степени изменчивых природных условиях, где много посторонних влияний? Ясные данные о хаосе в естественных условиях отсутствуют. Это не значит, что такого явления нет, или что оно не играет важной роли, просто в реальных условиях детерминированный хаос нелегко отличить от флуктуаций популяции, вызванных изменчивостью окружающей среды, не связанной с плотностью популяции.

См. также статьи «Метапопуляция», «Равновесие», «Регулирование численности популяции», «Факторы, зависящие от плотности».

ХВОЙНЫЕ ЛЕСА (ТАЙГА)

Полоса обширных хвойных лесов, основными видами растительности в который являются сосна и ель, постепенно передвигается на север, начиная с того времени, когда закончился последний ледниковый период и ледяные шапки планеты стали уменьшаться.

Для области хвойных лесов характерны холодная зима (до минус 40 ˚С) и относительно умеренное лето (10–15 ˚С). Зимой выпадает много снега, который оседает на ветвях деревьев. Особая форма ветвей ели помогает ей выдерживать давление снега — лишний снег просто сбрасывается вниз. Той же цели служит и хвоя. Форма хвоинок также помогает деревьям сократить потерю воды (недостаток воды хвойные леса испытывают оттого, что зимой она выпадает в виде снега, а в районах вечной мерзлоты круглый год существует в виде льда). Кроме того, вечнозеленые деревья всегда готовы к фотосинтезу, как только позволит температура.

Из-за густой тени в хвойных лесах, растительность нижнего яруса довольно бедна. Густой ковер из хвоинок при холодной температуре разлагается медленно. За многие тысячелетия эти леса накопили в деревьях, подстилке и почве огромные запасы углерода.

Сухая хвоя легко загорается, и потому хвойные леса особенно подвержены пожарам. Некоторые виды растений прекрасно приспособились к таким условиям. Есть даже такие, которым требуется пожар. При высокой температуре в шишках некоторых сосен плавится смола, освобождая семена. В канадских хвойных лесах первыми после пожара вырастают сосна и осина (которая может дать побег от корней). Они доминируют в течение первых нескольких лет после пожара, а позже их догоняет ель.

За последнее столетие средняя температура в северных хвойных лесах поднялась примерно на 2 ˚С; по мере того как становится теплее, леса теряют влагу и иссушаются. Они становятся более пожароопасными, а при пожарах, кстати, выделяется углекислый газ (основной «парниковый газ»). Если пожары достаточно интенсивны и затрагивают почву, то выделяется большое количество накопленного в ней углерода.

См. также статьи «Глобальное изменение окружающей среды», «Пожары», «Тундра».

ХИМИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Потеющие и плохо пахнущие ноги — это вовсе не смертельно и даже не опасно для здоровья, но только если вы не живете в странах, где распространена малярия. Комаров — переносчиков малярии привлекает запах различных химических веществ, которые выделяет наше тело через кожу и дыхание. Люди с плохо пахнущими ногами кажутся им более привлекательными (этот залах образуется в результате деятельности бактерий, обитающих в потовых железах).

Химические вещества — это важное средство случайной и преднамеренной передачи информации как внутри одного вида, так и между представителями разных видов. Они могут приносить пользу отправителю или получателю этих своеобразных сигналов. Где есть передача информации, там возможен и обман. К примеру, некоторые пауки заманивают самцов бабочек, выделяя запах самок, а некоторые растения привлекают для своего опыления насекомых, питающихся гнилым мясом или навозом.

Химические вещества порой играют очень важную роль при защите или атаке организмов. В качестве примеров можно привести жука-бомбардира, который выпускает в своих врагов струю горячих ядовитых химикалий, и ежей, которые смазывают свои колючки ядовитым веществом, полученным с кожи жаб.

Как и следовало ожидать, средства химической защиты наиболее развиты и разнообразны у растений. В растениях содержится большое количество химических веществ, предназначенных, по всей видимости, исключительно для самообороны. Эти вещества могут быть очень ядовитыми и использоваться в качестве устрашения либо довольно мягкими, задерживающими процесс пищеварения травоядных. Известные примеры таких веществ, используемых в качестве защиты, — никотин, кофеин и танин.

Несмотря на широкое применение химических веществ животными и растениями, их эффективность не всегда ясна. Большинство растений поедается многочисленными видами травоядных, многие из которых в процессе эволюции выработали средства контрзащиты. То, что для одного вида является ядом, для другого может оказаться вполне съедобным. Вследствие этого изучение химической защиты растений сталкивается с трудностями, и до сих пор в этой области есть много нерешенных вопросов.

См. также статью «Растительноядные».

ХИЩНИЧЕСТВО

Львы, волки и крокодилы — вот что первое приходит на ум, когда произносят слово «хищники», но это только один из типов хищников (определяемых в широком смысле как организмы, которые потребляют еще живыми другие организмы или их части). В этом смысле птицы, питающиеся семенами, паразиты, паразитоиды и кролики, питающиеся травой, также будут хищниками. Хищник обычно выигрывает в результате межвидовых взаимоотношений, а жертва проигрывает. Если эффекты, которые производит хищничество, связать с изменениями размера популяции, то такое взаимоотношение схематически можно определить как (+,-) (см. «Межвидовые взаимоотношения»). Но не все взаимоотношения типа (+, -) образуются вследствие хищничества.

Давление естественного отбора требует, чтобы жертва старалась не попасться хищнику на обед. Оно приводит к появлению таких механизмов, как бегство, химическая защита, маскировка и образование больших групп. Поскольку жертвы сопротивляются, то хищники стараются охотиться на старых, молодых или больных особей. Поскольку эти категории вида-жертвы не способствуют воспроизводству, то их ликвидация оказывает малое воздействие на размер популяции в целом. Кроме того, внутри вида-жертвы остается меньше конкурентов, соревнующихся за ресурсы, поэтому выжившие могут расти быстрее и производить больше потомства. Подобные соображения лежат в основе «изъятия» особей (отстрела, отлова), когда определенную часть вида ликвидируют без особых последствий для общей численности популяции.

Хищничество лежит в основе биологических методов борьбы с вредителями, оно может быть важной составляющей в поддержании разнообразия видов. Однако ввоз хищников в новые места обитания, особенно на острова, может привести к серьезным экологическим потрясениям. Примером тому может послужить исчезновение нелетающих птиц на некоторых островах после появления там кошек.

См. также статьи «Биоконтроль над вредителями», «Межвидовые взаимоотношения», «Паразитизм», «Паразитоиды», «Растительноядные», «Сосуществование видов при посредстве хищника».

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯИЗБЫТОЧНОСТЬ

По различным оценкам скорость вымирания видов в наше время в 100—1000 раз превышает скорость вымирания их до появления человека. Возникает важный вопрос: как утрата видов влияет на функционирование экосистем? Под функционированием мы понимаем образование первичной продукции, разложение, круговорот воды и питательных веществ и т. п.

Связь между разнообразием и функционированием экосистемы в данный момент служит предметом многочисленных исследований и обсуждений. В качестве крайних точек зрения были предложены гипотеза избыточности и «гипотеза заклепок». Согласно «гипотезе заклепок», виды подобны заклепкам, удерживающим систему, причем каждая заклепка выполняет небольшую, но важную роль, и если их удалять по одной, то связь внутри системы ослабнет. В конечном итоге можно дойти до такого состояния, когда экосистема просто развалится. Гипотеза избыточности предполагает, что в экосистемах некоторое число видов выполняют большинство функций и поэтому до какой-то степени потеря «лишних» видов не сказывается на их функционировании. Гипотеза уникальности утверждает, что связь между разнообразием и функционированием экосистемы преимущественно непредсказуема.

Так какая же гипотеза верна? Возможно, все, в зависимости от изучаемой экосистемы, от исследуемых экологических процессов и от временного и пространственного масштаба исследований.

Некоторые ученые беспокоятся, что если, согласно гипотезе избыточности, некоторые виды назвать «лишними», то о них никто не будет заботиться и они быстро вымрут. У нас никогда не будет достаточно знаний, чтобы наверняка определить, какие виды функционально избыточны для всех возможных экологических процессов. И кто может предсказать, какие виды станут необходимыми после возможных серьезных нарушений экосистемы? Многие экологические процессы, вызванные человеческой деятельностью, обратимы (хотя бы теоретически). Исчезновение же видов — это процесс необратимый, потому что, если вид полностью исчезает, его уже не возродить. Поэтому нужно стараться сохранить любой редкий вид.

См. также статьи «Ключевые виды», «Сложность и стабильность сообщества», «Функциональные группы».

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА

Энергия — это универсальная валюта вселенной, подавляющая ее часть поступает на Землю от Солнца. В основе всех экологических процессов лежит не только энергия света, но и энергия тепла, которая приводит в действие (помимо всего прочего) круговорот воды, а от него, в свою очередь, зависит круговорот питательных веществ. Экологическая энергетика имеет дело с потоком, превращением и использованием энергии организмами и экосистемами.

Из всей энергии, заключенной в солнечном свете, который достигает поверхности земли, растения преобразуют в первичную чистую продукцию менее 1 %. Это происходит по нескольким причинам: например, большая часть света просто отражается от растений, энергия световых волн определенной длины не может быть использована растениями. Та энергия, которую растения «уловили», не полностью идет на накопление биомассы: некоторая ее часть тратится на поддержание обмена веществ, на поддержание жизни и на размножение.

В среднем растительноядные животные поедают только 10–20 % наземной чистой первичной продукции, хотя в водных экосистемах это количество достигает 80 %. Частично это объясняется тем, что большинство наземных растений содержат много бесполезных веществ — от несъедобных компонентов, используемых в качестве строительного материала, до токсичных веществ, используемых в качестве защиты от травоядных.

В отличие от растительноядных хищники поглощают почти все, что содержится в позвоночных животных. Из-за небольшого размера в насекомых больше несъедобных частей, таких, как внешний скелет. Для того чтобы поддерживать постоянную температуру тела, птицы и млекопитающие тратят очень много энергии, и потому только 1–2 % потребленной ими энергии идет на образование новой биомассы.

Принимая во внимание все потери и неэффективные затраты, с одного трофического уровня на другой поступает от 2 до 24 % энергии (в среднем 10 %).

См. также статьи «Микробная петля», «Первичная продукция», «Разложение», «Трофический уровень», «Экосистема».

ЭКОЛОГИЯ

В каком-то смысле наука экология такая же древняя, как человек. Люди всегда зависели от окружающего мира, от потребляемых ими животных и растений. Им нужно было знать, на каких животных охотиться, какие растения собирать и выращивать. Но самостоятельной научной дисциплиной экология стала только в конце XIX века, когда некоторые ученые осознали, что то, чем они занимаются, на самом деле экология (а не сомнительная ветвь физиологии), и начали называть себя экологами.

Первое и, возможно, самое краткое определение экологии дал Чарлз Элтон. Он назвал ее научным естествознанием. Если под словом «научное» подразумевать научный подход, то он прав, ведь экологи действительно подходят к окружающему миру с научной точки зрения. Однако, хотя естествознание и является важной частью экологии, эти два термина вовсе не синонимы. Можно сказать, что овладение основами естествознания является необходимым, но не достаточным условием для того, чтобы стать экологом. Экология как наука ставит целью нахождение общих правил в разнообразии природы и поиск объяснений этих правил. Экологи восхищаются деталями, но стараются за частным не упустить общего.

Основной принцип экологии — плюрализм. По мере развития экологии как науки стало ясно, что не существует четких и универсальных ответов на многие задаваемые ею вопросы. На экологические процессы действуют различные факторы, которые переплетаются друг с другом да еще и варьируются в пространстве и во времени. Экология, в отличие от других естественных наук, имеет и исторический аспект. Например, многие сообщества умеренного пояса до сих пор переживают последствия ледникового периода. Для того чтобы понять мир природы, нам следует принять во внимание различные способы его объяснения и рассмотреть его с разных точек зрения.

Люди оказывают на окружающую среду все большее и большее влияние, и, для того чтобы не только обрести достойное будущее, но и просто выжить, нам придется серьезно задуматься над вопросами экологии.

См. также статьи «Масштаб в экологии», «Обобщения в экологии», «Экспериментальная экология».

ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Людей впечатляют большие размеры. Наверное поэтому, вспоминая о юрском периоде, мы в первую очередь представляем себе гигантских динозавров, когда-то «правивших» нашей планетой. Однако, если какие-то организмы и «управляют» Землей, то это микроскопические прокариоты (одноклеточные, лишенные ядра, организмы, такие, как бактерии). Они первыми появились и, пожалуй, переживут все остальные организмы; они играют очень важную роль почти во всех экологических процессах (от круговорота питательных веществ до образования облаков); они вездесущи (их встречают даже в толще горных пород, залегающих в нескольких километрах от земной поверхности). В генетическом плане прокариоты — самые большие организмы. Новый штамм болезнетворных бактерий, появившийся от одной клетки (поэтому в генетическом смысле его можно назвать одним организмом), может распространиться по всем континентам.

Экология микроорганизмов занимается исследованием взаимодействия микроорганизмов (прокариотов, простейших, некоторых грибов) с окружающей средой. Она несколько оторвана от основной ветви экологии и сделала небольшой вклад в развитие экологической теории, однако в последнее время ее значение увеличивается.

Заниматься исследованиями в области экологии микроорганизмов нелегко в основном из-за ограничений, накладываемых технологией. Один грамм почвы может содержать несколько миллиардов бактерий самых разнообразных видов, из числа которых в лаборатории можно вырастить только 1 %, так что трудности начинаются уже при отборе. (Даже термин «вид» не совсем подходит при исследовании бактерий, так как. генетическая информация может передаваться между относительно далекими родственными группами). Однако в последнее время наблюдаются значительные достижения в экспериментальной экологии микроорганизмов, и мы начинаем понимать принципы функционирования этих бесчисленных полчищ, особенно принципы их участия в круговороте питательных веществ. Во всяком случае похоже, что микроорганизмы играют гораздо более важную роль в природе, чем мы представляли до сих пор.

См. также статьи «Биогеохимические циклы», «Гея», «Микробная петля», «Молекулярная экология», «Мутуализм», «Симбиоз».

ЭКОСИСТЕМА

Экосистема — это единый природный комплекс, образованный сообществом живых организмов и средой их обитания. Это не более высокий по сравнению с сообществом уровень организации, а скорее более широкий. Экосистему можно представить как систему по переработке энергии, в которой входящий поток — энергия, питательные вещества, вода, кислород — поглощается и перерабатывается организмами. Именно взаимодействие между живыми и неживыми компонентами образует целостную экосистему, поскольку не только окружающая среда оказывает влияние на организмы, но и организмы оказышают влияние на среду обитания.

Экологи часто рассуждают о функционировании экосистемы, о первичной и вторичной продукции, скорости разложения, круговороте питательных веществ и т. п. По мере того как исчезают многие виды, возникает более насущный вопрос: какое влияние окажет на функционирование экосистемы сокращение биологического разнообразия? (См. «Экологическая избыточность»).

С одной стороны, экосистемы оказывают человеку ряд «услуг»: они предоставляют нам пищу, регулируют климат, поддерживают круговорот питательных веществ, перерабатывают отходы и т. д. Конечно, в каком-то смысле значение экосистем для нас бесценно, так как без них мы просто погибнем. С другой стороны, человечество продолжает бездумно их эксплуатировать и загрязнять, а разработчики и политики не выделяют достаточно (если вообще выделяют) средств на поддержание этих «услуг». Устав подбирать этические или философские аргументы в ответ на экономические, экологи с недавних пор стали пытаться определить стоимость продуктов и «услуг», производимых природой.

Согласно одной из оценок, экосистемы предоставляют нам услуги стоимостью более 33 триллионов долларов США в год. Это вдвое больше, чем общемировой валовой продукт. Точные цифры не важны; главное, что это огромная сумма, которая, тем не менее, оказывается за пределами рынка и не учитывается в экономическом планировании. Идея рыночной оценки природы и ее «услуг» революционна и даже потенциально опасна. Но такой подход хотя бы заставляет экономистов, экологов и политиков говорить на одном языке, что уже хорошо.

См. также статьи «Сообщество», «Экологическая избыточность», «Экологическая энергетика», «Экосистемные

инженеры».

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ИНЖЕНЕРЫ

Часть пустыни Негев на Ближнем Востоке покрыта черной корочкой из частиц почвы и песка, связанный химическими веществами, выделяемыми колониями различных видов микроорганизмов. Предполагается, что эта корочка защищает колонии от избытка тепла.

Когда идет дождь, твердая поверхность увеличивает отток воды, которая собирается в небольших песчаных углублениях, созданных различными животными пустыни. Мокрый песок в этих углублениях служит прекрасным местом для произрастания семян, в результате образуются мини-оазисы, содержащие несколько видов растений.

Изменяя окружающую среду в собственных целях, микроорганизмы косвенным образом приносят пользу и многочисленным другим видам, они являются так называемыми «экосистемными инженерами». Вместо того чтобы служить непосредственно ресурсом, «экосистемные инженеры» изменяют, поддерживают или создают местообитания, контролируя таким образом доступность ресурсов для других организмов. Результаты их деятельности могут быть ощутимыми или не очень, благотворными или вредными для других.

В качестве примеров можно привести «физических инженеров»: земляные черви изменяют структуру почвы и воздействуют на круговорот питательных веществ; бобры создают озера, строя свои запруды; деревья воздействуют на влажность, степень освещенности и температуру местности. Другие организмы являются «химическими инженерами»: океанический планктон выделяет вещества, которые способствуют образованию облаков; древние микроорганизмы выделяли кислород как побочный продукт фотосинтеза и создали современную атмосферу.

В мире очень много «экосистемных инженеров». В той или иной степени они оказывают влияние на все экосистемы, они играют ключевую роль в процессе сукцессии, даже само существование экосистем зависит именно от них. Экологи используют их при восстановлении местообитаний, например, для стабилизации почв высаживают растения, а земляные черви и азотфиксирующие растения повышают их плодородие. Отнесение многих животных к разряду «экосистемных инженеров» помогло экологам понять то, как они в собственных целях воздействуют на окружающую среду и изменяют среду обитания других видов.

См. также статьи «Гея», «Местообитания: их воссоздание»,

«Сукцессия первичная».

ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ

Экотоксикология — это изучение вредного воздействия, которое химические вещества оказывают на экосистемы. Когда приходится иметь дело с такими сложными объектами, как экосистемы, нелегко определить степень этого воздействия.

С самого начала важно понять, что при больших дозах вредно все. Так что, когда мы слышим или читаем о концентрации пестицидов во фруктах, нам не стоит тревожиться больше, чем когда мы узнаем о наличии кофеина в кофе, — в обоих случаях нас прежде всего должно заботить количество.

Вред токсических веществ определяется двумя факторами: присущей им токсичностью и изменением, которое они производят в организме, подвергшемся их воздействию. Уровень токсичности устанавливается лабораторными анализами. При определении токсичности веществ для людей в качестве подопытных животных используются крысы, поскольку предполагается, что вред, причиняемый одному виду млекопитающих, можно соотнести с вредом, причиняемым другому виду млекопитающих, с учетом определенного «запаса прочности». Но какой смысл экспериментировать над уровнем вреда, который химические вещества оказывают, скажем, на один из видов водяной блохи дафнии (стандартный организм при проведении испытаний), нанося вред тысячам других беспозвоночных, обитающих в озерах и реках?

Существуют и другие проблемы при испытании токсичности веществ на одном- единственном виде, поэтому приходится испытывать воздействие токсических веществ на сообщества в лаборатории или в природе. Такие испытания дают более реальные результаты, они эффективны, если необходимо определить сферу применения химикатов, но они слишком дороги и занимают много времени, особенно если испытывать не один вид веществ. И каким образом измерять вред, наносимый экосистеме? Должны ли мы анализировать изменения структуры или функций экосистемы? Какие именно аспекты структуры и функций? Нужно ли регистрировать любые эффекты, выходящие за рамки «естественных» вариаций?

Для того чтобы ответить на эти и другие вопросы, экотоксикологи должны сочетать различные подходы и средства анализа, например химическое и математическое моделирование, эксперименты с одним или несколькими видами, использование организмов в качестве «биомониторов».

См. также статьи «Биогеохимические циклы», «Экосистема»,

«Экспериментальная экология».

ЭКОФИЗИОЛОГИЯ

Волосатые гусеницы, обитающие в Арктике, выдерживают температуру до минус 70 ˚С. Они нисколько не страдают от того, что жидкость в их теле замерзает на 11 месяцев. За единственный месяц года, когда температура повышается и они оттаивают, эти гусеницы успевают наесться на все остальное время. Не удивительно, что для того, чтобы достичь взрослой стадии, этим «живым холодильникам» требуется 14 лет.

Другие животные выживают при очень низкой температуре благодаря тому, что вырабатывают своеобразные «белки-антифризы», которые не позволяют замерзать жидкости в их теле. Оба способа хороши в определенных условиях окружающей среды, но только если жидкость не замерзает внутри клеток — это не способно перенести ни одно животное. Подробности механизма образования таких «антифризов», или устойчивости к холоду, поразительны; то же самое можно сказать и по поводу механизмов животных, растений и микроорганизмов, призванных справляться с высокой температурой, отсутствием кислорода, засухой, повышенной кислотностью, нарушением водного равновесия и токсическими веществами.

Таким образом, экофизиология — это изучение деятельности отдельных организмов, связанной с их абиотическим (неживым) окружением.

Эти абиотические факторы являются сдерживающими средствами в том случае, когда определенные виды теоретически могли бы выжить; они ограничивают «фундаментальную нишу» организма. В пределах этих сдерживающих факторов ареал распространения вида зависит лишь от возможности достичь того или иного места, а также от их взаимодействия с другими видами («реализованная ниша»).

Экофизиология связана с другими видами исследований, в частности с исследованием сельскохозяйственной деятельности человека, с экологическим восстановлением брошенных земель и контролем над загрязнением. Поскольку в наши дни происходит быстрое глобальное изменение окружающей среды, знание экофизиологии становится насущно необходимым, особенно если мы хотим понять и предсказать ответные реакции организмов на изменения климата.

См. также статью «Ниша».

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Эксперименты играют решающую роль в науке. Они необходимы для проверки гипотез; при проведении экспериментов определенные факторы, интересующие ученых, подвергают различным изменениям, оставляя неизменными все другие факторы (или по крайней мере принимая во внимание их воздействие). Поэтому эксперименты являются наилучшим средством определения причин и следствий.

В экологии проведение экспериментов затруднено в основном из-за масштабности происходящих процессов, из-за присущей окружающему миру изменчивости и из-за многочисленности сложных связей между различными факторами, которые (нередко косвенным образом) влияют на систему. Можно, конечно, постараться отразить все это разнообразие в экспериментах, но тогда они станут более сложными и им будет трудно дать биологическую интерпретацию. Важно также осознавать, что все эксперименты в той или иной степени условны и являются компромиссами.

Крайнюю степень удаленности от реального мира представляют собой лабораторные эксперименты; с их помощью хорошо исследовать механизмы процессов и явления, протекающие при жизни нескольких поколений. Лабораторные эксперименты можно рассматривать как количественные биологические модели — нечто среднее между математическими моделями и реальным миром.

В полевых экспериментах часто измеряют реакцию системы на возмущения (например, удаляя виды или добавляя питательные вещества); это основной вид экспериментов современной экологии. Однако из-за большой стоимости и требований материальной базы полевые эксперименты ограничены как во времени (2–3 года), так и в пространстве (несколько квадратных метров), хотя в последнее время наметились перемены в положительную сторону.

Проводить эксперименты возможно не всегда как по этическим или экономическим соображениям, так и из-за масштаба процессов. Определенную помощь, несмотря на связанные с ними проблемы, предоставляют так называемые естественные эксперименты. При этом ученые не проводят никаких целенаправленных действий, они просто наблюдают то, что происходит в природе (поэтому они наиболее «реалистичны» и наименее точны), сравнивая факты с тем, что было предсказано теорией. Однако некоторые явления при этом могут быть вызваны

не одним, а несколькими процессами, поэтому связь между причиной и следствием устанавливается не совсем однозначная.

См. также статьи «Модели в экологии», «Обобщения в экологии».

notes

Примечания

1

Национальный парк на севере Танзании. — Здесь и далее прим. ред.

2

Остров в западной части Тихого океана, самый крупный в группе Марианских островов.

З

Буш — большие пространства некультивированной земли, покрытые кустарником (в Австралии и Южной Африке)

4

Редуценты — организмы, разлагающие мертвое органическое вещество (трупы, отбросы) и превращающие его в неорганические вещества, которые в состоянии усваивать другие организмы — продуценты.

5

Птица семейства голубей.

6

Микориза — взаимовыгодное сожительство (симбиоз) мицелия гриба с корнем высшего растения, например подосиновика с осиной.

7

Климакс — конечное, устойчивое состояние растительного сообщества, находящегося в равновесии с окружающей средой.